This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

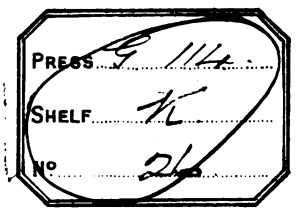
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

6000152730



C
16587 d. 15.

Die

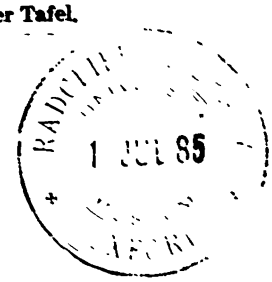
Sehorgane der Thiere

vergleichend-anatomisch dargestellt

von

Dr. Justus Carrière,
Privatdocent der Zoologie an der Universität Strassburg

Mit 147 Abbildungen und einer Tafel.



München und **Leipzig.**
Druck und Verlag von R. Oldenbourg.
1885.

/0

Inhaltsverzeichniss.

Seite

Einleitung. Verschiedene Typen der Sehorgane 2

I. Gastropoden.

Lage und allgemeiner Bau der Augen 3

Entwicklung des Auges 6

Prosobranchier 8

Patella, Haliotis 9

Fissurella, Trochus 11

Tritonium 12

Pteroceras 21

Opistobranchier 13

Pulmonaten 14

Cornea des Gastropodenauges 16

Phylogenese des Gastropodenauges 17

Ueberzählige Augen 19

Rückenaugen von Onchidium 19

Auge von Pteroceras 21

II. Heteropoden 21

III. Würmer 22

Turbellarien:

Polycelis, Planaria 23

Mesostomum 25

Polycladen 202

Trematoden 25

Rotatorien 25

Anneliden 25

Hirudineen:

Hirudo 26

Clepsine 27

Nephelis, Piscicola 28

Chaetopoden:

Oligochaeten: Nais 28

Sedentaria 29

Sabella 206

Polyophthalmus 29

Errantia:

Tomopteris, Nereïs 30

Seite

Alciopiden 34
Zusätze 203
IV. Cephalopoden 36
Tetrabranchiaten: Nautilus 37
Dibranchiaten: Octopus, Sepia, Loligo, Sepiola 37
Allgemeiner Bau des Auges 37
Retina 39
Pigmentepithel, Corpus epitheliale, Linse 41
Iris, Cornea, Nervus opticus 42
Limitanszellen, Rhabdome 43
Entwicklung des Cephalopodenauges 45
Zusatz 204
V. Wirbelthiere.
Vergleich des Wirbelthier- und Molluskenauges 49
Allgemeiner Bau des Wirbelthierauges 52
Retina 54
Pigmentepithel 60
Fische 61
Cyclostomen 61
Gestalt und Bau des Auges 63
Retina 66
Processus falciformis des Hippocampus 68
Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugethiere 69
Gestalt des Auges 69
Retina 70
Processus falciformis der Reptilien 72
Processus falciformis der Fische 73
Pecten der Vögel 75
Entwicklung des Auges (Retina, Linse, Uvea) 78
Iris und Corpus ciliare 81
Nervus opticus 82
Sclera 83
Cornea 85
Augenlider und Drüsen 86
Ascidien.
Auge der Ascidienlarven 87
VI. Coelenteraten, Echinodermen, Lamellibranchiaten 89
Hydromedusen:
Oceania, Lizzia, Aurelia 91
Charybdea 92
Echinodermen 95
Lamellibranchiaten 96
Cardium, Pinna 97
Arca, Pectunculus 98
Pecten 99
Spondylus 107
Chaetognathen:
Sagitta 107

Seite

VII. Arthropoden.

Verschiedene Formen der Augen 108
Eintheilung und Lage der Augen 111
Einlinsige, einschichtige Augen der Dytisciden 113
» » » » Scorpione 115
» » » » Myriapoden 117
Einlinsige zweischichtige Augen der Myriapoden 118
Auge von Scutigera 119
Auge der Onychophoren: Peripatus 121
Einlinsige zweischichtige Augen der Araneiden 124
» » » » Insecten 127
» » » » Scorpione 128
Auge von Limulus 131
Viellinsige (fächerförmige) Augen der Insecten 133
Eintheilung derselben 134
Allegemeiner Bau 134
Acone Augen 137
Tipula 137
Forficula 139
Pseudocone Augen 140
Musca 141
Ganglienapparat 143
Eucone Augen 144
Hymenopteren, Orthopteren 145
Libelle 146
Ganglienapparat 151
Zusatz dazu 204
Lepisma 204
Tagfalter, Nachtschmetterlinge 152
Neuropteren, Coleopteren 153
Viellinsige Augen der Crustaceen 154
Isopoden 155
Amphipoden:
Gammarus 156
Hyperia 160
Phronima 162
Schizopoden:
Mysis 166
Decapoden:
Astacus 167
Palaemon 170
Ganglienapparat 170
Phyllopoden 171
Branchiopoden 172
Cladoceren 173
Simocephalus 173
Leptodora 174
Augen der Copepoden 175

Seite

Argulus 175
Corycaeus, Sapphirina, Copilia 175
Cyclops, Calanella 177
Entwicklung des Arthropodenauges 178
» der einlinsigen Augen 178
Entwicklung der viellinsigen Augen (Fächeraugen) 181
Beziehungen zwischen den Ocellen und den Fächeraugen. 186
Das Sehvermögen der Thiere 190
Die Farbenempfindung der Thiere 194

Schlussbetrachtungen:

Der Bau der Retina und der Sehzellen 196
Das Verhältniss der Augentypen zu dem System 197
Beziehungen zwischen dem Bau des Auges und der Systematik . . . 201

Zusätze 202

Druckfehler und Bemerkungen zu den Abbildungen.

Durch ein zu spät bemerktes Versehen erhielt der Abschnitt: *Wirbelthiere* die für den Abschnitt: *Cephalopoden* bestimmte Ziffer. Es muss heissen: *IV. Cephalopoden* und *V. Wirbelthiere.*

Seite 17 und 18 lies *Phylogenese* und *Phylogenie* statt *Phyllogenese* und *Phyllogenie.*

Seite 20 Zeile 3 von unten ist das Komma nach Vertebraten zu streichen.

Seite 57, Fig. 39. Die quer durch das Auge ziehende Membrana hyaloidea erscheint nur durch einen Irrthum des Zeichners unzusammenhängend.

In der Erklärung zu Fig. 39 Zeile 4 lies: *suprachorioidea* statt *suprachoroideas.*

Seite 65, Fig. 45. Die von rg ausgehenden Striche sollen bis in das Retinaganglion hineinreichen.

In der Erklärung zu Figur 45 lies *suprachorioidea* statt *suprachorioidealis.*

Seite 193 Zeile 7 von oben soll es heissen: „In der organisirten Natur kommen mathematisch regelmässige von ebenen Flächen begrenzte Körper bekanntlich nicht vor".

Im Laufe der letzten zwanzig Jahre sind eine grosse Anzahl vorzüglicher Untersuchungen über den feineren Bau der Augen einzelner Ordnungen und Arten des Thierreiches (im weitesten Sinne) erschienen, aber seit Leydig's Histologie kein Werk, in welchem diese Organe durch alle Thierklassen hindurch verfolgt und auf Grund eigener Anschauung eingehend und zusammenfassend geschildert wären.

Wenn ich als Erster den Versuch einer derartigen allgemeinen Darstellung wage, so geschieht es nicht in dem Glauben, damit schon jetzt etwas Ganzes und Vollkommenes leisten zu können; denn wer auf diesem Gebiete arbeitet, lernt vor allem die Mangelhaftigkeit unseres Wissens kennen. Doch bietet gerade dieses Feld unserer Wissenschaft dem Forscher soviel des Interessanten, dass ich mich dadurch berechtigt glaube, meine Arbeit in ihrer gegenwärtigen Gestalt zu veröffentlichen, — als eine Anregung zur Ausfüllung ihrer Lücken.

Die weniger eingehende Behandlung, welche zu Gunsten des percipirenden Apparates, der Retina, der dioptrische und die Hilfsorgane des Auges in dieser Schrift erfuhren, ist zum grössten Theil darin begründet, dass diese Theile bei Wirbellosen in geringerem Grade ausgebildet sind als bei Wirbelthieren, hier aber in jüngster Zeit in trefflichen Monographien und Gesammtdarstellungen bearbeitet wurden. Ich vermied unnöthige Wiederholungen dadurch, dass ich auf diese Organe nur so weit einging, als es für die Darstellung erforderlich schien, für Einzelheiten aber auf jene Bearbeitungen hinwies.

Da ich mich nicht nur auf die zahlreichen Specialarbeiten, sondern auch auf eigene, seit einer Reihe von Jahren hierfür betriebene Untersuchungen stützen konnte, musste meine Schilderung den Charakter einer mehr unparteiisch compilatorischen verlieren, indem ich mich natürlich hauptsächlich den Autoren anschloss, deren Angaben ich auf Grund meiner eigenen Erfahrungen unbedingt vertreten zu können

glaubte. Auch lag es nicht in meinem Plan, alle Mittheilungen über die Sehorgane ungesichtet neben einander zu stellen, sondern eine möglichst einheitliche Darstellung dessen zu geben, was wir heute als unser Wissen von den Lichtsinnesorganen bezeichnen können.[1])

Wenn ich die Sehorgane der Thiere ohne Rücksicht auf die Stellung derselben im System betrachtete, traten mir mit immer grösserer Bestimmtheit zwei ziemlich scharf gesonderte Gruppen derselben entgegen. Die eine umfasst alle Thiere, deren Augen nach dem Prin-

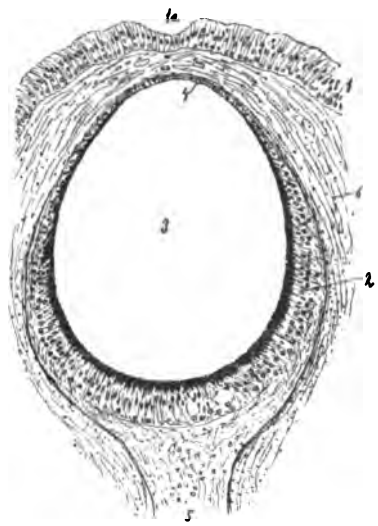


Fig. 1.

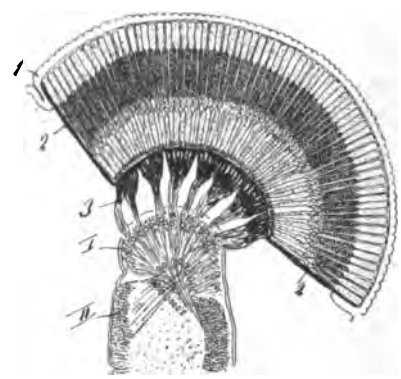


Fig. 2.

Fig. 1. Senkrechter Längsschnitt durch ein *Camera obscura-Auge* (von einer Schnecke). 1 Epithel. 1a dünnere Stelle desselben über dem Auge. 2 Retinazellen, an dem inneren Ende pigmentirt. 3 Gallertkörper. 4 pigmentfreie Stelle des Auges. 5 Sehnerv. 6 Bindegewebe.

Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch ein *Fächerauge* (von einem Schmetterling). 1 Chitinfacetten. 2 Auge. 3 Nervenfasern. I, II Ganglien.[2])

cip einer Camera obscura gebaut sind, so dass in denselben ein reelles Bild der Aussenwelt entworfen und auf der im Hintergrunde des Auges ausgebreiteten Retina aufgefangen werden kann. Diese Organe haben ungefähr die Gestalt einer schwarzen Hohlkugel mit einer kleinen

---

[1]) Um den Text nicht mit zu vielen Anmerkungen zu beschweren, beschränke ich mich bei dem Citiren der Abhandlungen auf die für den betreffenden Gegenstand wichtigsten und neuesten, sowie auf diejenigen, in welchen man die übrige Literatur ausführlich angegeben findet.

[2]) Alle Abbildungen ohne weitere Angabe sind Originale nach meinen Präparaten, grösstentheils von mir gezeichnet, ein kleinerer Theil von Herrn Krapf in München; den Copien ist der Name des Autors beigefügt.

pigmentfreien Stelle zum Einlass der Lichtstrahlen, liegen in der Regel geschützt unter der Körperoberfläche und finden sich bei Gastropoden, Cephalopoden, Würmern und Wirbelthieren. Ich bezeichne sie kurz als Camera obscura-Augen (Fig. 1). — Auch die Napfaugen der Insecten, deren Retina die Gestalt eines halbkugelförmigen Bechers oder Napfes hat, gehören hierher. Zu der zweiten grossen Gruppe zähle ich die Thiere, deren Retina nicht als die Wandung einer Halbkugel erscheint, sondern bei welchen die Sehzellen fächerförmig dicht aneinander gelagert einen massiven Kegel bilden, dessen Basis meist gewölbt über die Körperoberfläche hervorragt (Fig. 2). Diese Gruppe, in deren Augen kein reelles, auffangbares Bild entsteht, wird fast allein von den Gliederthieren (Arthropoden) gebildet. Gleichsam als Beweis aber, dass die Sinnesorgane unabhängig von der systematischen Stellung bei verwandten Thieren verschiedenen, bei fernstehenden ähnlichen Bau aufweisen können, besitzen auch kopflose Mollusken Sehorgane vom Typus der Fächeraugen[1]), während die Augen der Myriapoden und Arachniden nicht zu diesen, sondern zu dem Formenkreis der bei Insecten auch vorkommenden, napfförmigen Punktaugen (Ocellen) gehören.

Diesen beiden Gruppen entsprechend werde ich hier die Gesichtsorgane der Thiere betrachten. Auch aus dem Grunde könnte ich mich im Gange dieser Darstellung nicht genau an die Reihenfolge halten, welche die verschiedenen Klassen in unserem jetzigen System einnehmen, weil der histologische Bau und die Entwicklung der als Augen bezeichneten Organe niederer Thiere, mit denen ich doch den Anfang machen müsste, noch nicht genügend erkannt sind. Und die Entwicklungsgeschichte ist doch wohl maassgebend, wenn es sich darum handelt, ganze Thiere oder einzelne Organe derselben in gegenseitige Beziehung zu bringen. Ich beginne deshalb mit der niedrigsten Ordnung der ersten Gruppe, bei welcher wir über diese beiden Punkte genau unterrichtet sind, nämlich mit den Schnecken.

I. Gastropoden.

Die Augen der Schnecken liegen in der Zweizahl neben einander an dem Vorderende des Körpers, nahe bei dem Gehirn und stehen je durch einen kürzeren oder längeren Nerven (N. opticus) mit dem oberen Schlundganglion derselben Seite in Verbindung. Ihre Stellung wechselt, je nachdem sie in der Oberfläche des Kopfes liegen bleiben, oder sich auf

[1]) Falls es gestattet ist, diese Bezeichnung nach dem Bilde zu wählen, welches der Durchschnitt eines solchen Insectenauges bietet, statt des häufig nicht zutreffenden Ausdruckes: Facettenaugen.

besonderen Augenstielen, den Ommatophoren, über dieselbe erheben, scheint aber in den meisten Ordnungen und Familien so beständig zu sein, dass sie als systematisches Kennzeichen benutzt werden kann.

Die Lungenschnecken des süssen Wassers (*Limnaeus*, *Planorbis*) tragen die Augen zwischen den beiden Tentakeln auf dem Kopfe, bei den meisten Familien der Vorderkiemer sitzen sie auf kurzen Stielen, welche entweder selbständig neben den Tentakeln stehen (*Paludina*, *Turbo*, *Trochus*), oder mit denselben verschmelzen. In letzterem Falle findet man die Augen in verschiedener Höhe an der Aussenseite der Tentakel bei *Cassidaria*, *Littorina* nahe der Basis, bei *Murex*, *Fusus*, *Buccinum* ungefähr in der Mitte derselben. In allen diesen Fällen ist der Tentakel, bis zum Auge breit und wird von da ab plötzlich schmal und drehrund. Zuweilen (*Terebra*) liegt das Auge in der Spitze des Fühlers, manchmal (*Strombus*, *Pteroceras*) ist der Augenstiel lang und kräftig, und aus seiner Mitte entspringt ein kleiner, fadenförmiger Tentakel.

Fig. 3.
Augenträger (1) und Tentakel (2) von *Navicella* (a), *Modulus* (b), *Strombus* (c) *Littoridina* (d). (Bronn, Keferstein.)

Bei den landbewohnenden Lungenschnecken (*Helix*, *Limax* etc.) liegen die Augen auf der Spitze der grossen hinteren Tentakel, in einer Furche, durch welche die Kuppe in zwei ungleich grosse Theile geschieden wird, und können sammt dem Fühler in den Körper zurückgezogen werden, während bei den übrigen Gastropoden die Tentakel zwar etwas contractil, aber nicht retractil sind.

Nur bei den Opistobranchiern zeigen selbst Arten der gleichen Gattung Verschiedenheiten in der Lage der Augen.

Bei einer Anzahl derselben befinden sich diese Organe nicht an der Körperoberfläche, sondern sitzen tief unter derselben dem Gehirn auf. So bei den Aeolidiaden, bei *Thetis leporina* und *Pleurobranchus testudinalis*, während sie bei einer anderen Species der letzteren Gattung (*Pl. aurantiacus*?) an einem langen Nerven an der Innenseite der Tentakel liegen.

Unter allen Schneckenaugen erscheint das der Lungenschnecken besonders geeignet, um daran einen Einblick in den Bau und die Bestandtheile, sowie die Entwicklung des Gastropoden-Auges zu gewinnen:

Von aussen betrachtet zeigt es die Gestalt einer Kugel oder eines Ellipsoïdes, an welchem ein äusserer und ein innerer Pol zu unterscheiden sind; an letzteren, welcher dem Gehirn zugewandt ist, tritt der Sehnerv an, während der äussere Pol dicht unter dem Epithel liegt und sich als die einzig durchsichtige Stelle des sonst schwarz pigmentirten Auges auszeichnet. Auf einem in der Längsachse des Auges geführten Schnitte erkennt man folgende Bestandtheile.

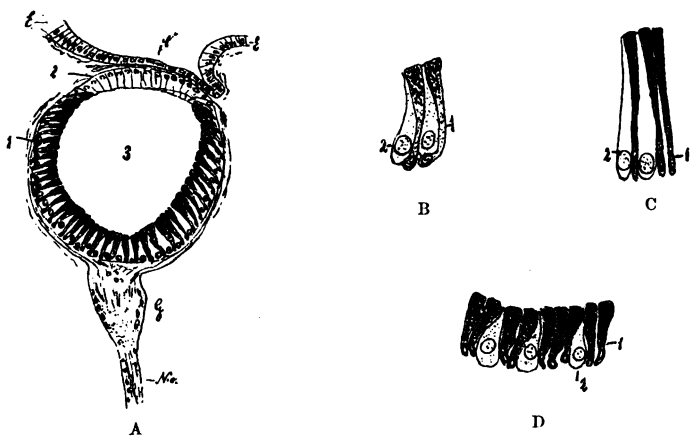


Fig. 4.

A Medianer Längsschnitt durch das Auge von *Helix pomatia*. Längsachse 0,29 mm. 1 Retina, 2 innere Corneazellen. 3 Gallertkörper. C äussere Corneazellen. E Epithel. G peripheres Ganglion opticum. No Nervus opticus.

B, C, D Seh- und Stützzellen (Secretzellen) von *Helix hortensis* (B), *Helix pomatia* (C) und *Helix arbustorum* (D), stärker vergrössert. 1 Sehzelle, 2 Secretzelle.

Zu äusserst das Epithel des Körpers, dessen Cylinderzellen an dieser Stelle etwas verkürzt und abgeflacht erscheinen. Darunter, und von dem Epithel durch eine meist ungemein dünne Schicht von Bindegewebe getrennt, das Auge, dessen äusserer Pol, aus farblosen, cylindrischen Zellen (2) bestehend, die sogenannte Cornea[1]) bildet. Der seitliche und innere Theil der Augenwand (die Retina) ist aus zwei Zellformen zusammengesetzt, solchen von der Gestalt eines langgestreckten Kegels, dessen Basis nach dem Centrum des Auges gerichtet ist, und aus dazwischenliegenden flaschenförmigen Zellen. Die ersteren sind zum grössten Theil, zumal an dem centralen Ende, stark pigmentirt, die letzteren farblos. Das Pigment durchsetzt die Zellen nicht, sondern umhüllt sie, in ihrer Peripherie abgelagert, gleich einem Mantel,

[1]) Ich glaubte diese Benennung, obwohl sie, vom Wirbelthierauge entlehnt, etwas anderes bezeichnet, in Ermangelung einer passenderen, beibehalten zu müssen; da man die — immer in bestimmter Weise veränderte — Epithelschicht über dem Auge ebenfalls als Cornea betrachten kann, werde ich die eine als innere, die andere als äussere Cornea anführen.

so einen Achsentheil der Zelle freilassend, den man als Stäbchen auffassen und deshalb die ganze Zelle als »Stäbchenzelle« (Sehzelle) bezeichnen kann. Charakteristisch für diesen vorderen oder centralen Theil der Zelle ist, dass er das Licht stärker bricht und weniger Farbstoff annimmt, als das hintere Ende der Zelle, in welchem der kleine, längliche Kern liegt. Die dazwischen stehenden farblosen Flaschenzellen bezeichne ich mit Fraisse als Stütz- oder Secretzellen; sie sondern aller Wahrscheinlichkeit nach die Gallerte ab, welche mehr oder weniger erhärtet die centrale Höhlung des Auges erfüllt. Dieser Gallertkörper (Linse der Autoren) ist in seinen centralen Theilen am festesten, am Rande weicher und flüssiger, und als eine Cuticularbildung der Secretzellen aufzufassen (vergleichbar dem erhärteten Secrete im Kaumagen der Vögel). Er vertritt den Glaskörper des Wirbelthierauges. — Sieht man von den Secretzellen ab, so besteht das Schneckenauge aus zweierlei wichtigen Zellformen: durchsichtigen, welche das Licht einlassen, und pigmentirten, welche es auffangen. Letztere, die Stäbchenzellen, stehen durch die Nervenfasern mit dem Gehirn in Verbindung und sind die unbedingt nöthigen Bestandtheile des Auges, während auch ohne die Corneazellen die Lichtstrahlen in das Auge eintreten und empfunden werden könnten. Es würde also das Vorkommen der so characteristisch geformten Stäbchenzellen an einer Körperstelle genügen, um derselben die Bedeutung eines Lichtsinnesorganes zu verleihen.

Wie schon erwähnt, sind wir über die embryonale Entwicklung des Schneckenauges genau unterrichtet, nnd abgesehen von vereinzelten älteren Angaben verdanken wir diese Kenntniss zumeist den systematischen Untersuchungen Rabl's[1]). Nach ihm machen sich bei *Planorbis* die Augen zuerst als kleine, rundliche, helle Flecken am hinteren unteren Rande der Scheitellappen bemerkbar und bestehen anfangs aus einer Gruppe heller, cylindrischer Ectodermzellen. Bald darauf stülpen sich diese Flecken in der Mitte ein, so dass es auf jeder Seite zur Bildung eines kleinen Säckchens kommt, das sich alsbald von der Oberfläche abschnürt und sodann ein kleines, aus wenigen Zellen bestehendes Bläschen bildet, das unmittelbar unter der Haut an der Basis der Fühler gelegen ist. Einige Zeit nachher bemerkt man im Inneren der Augenbläschen an Stelle der hellen Flüssigkeit, welche anfangs die Höhle erfüllte, ein gelbliches, stark lichtbrechendes Körperchen, die erste Anlage des Gallertkörpers.

[1]) Carl Rabl, Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jena'sche Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1875 Bd. 9; Über die Entwicklung der Tellerschnecke, Morpholog. Jahrbuch Bd. 5.

Gleichzeitig mit Rabl hatte ich[1]) die Bildung des Auges bei unseren grösseren Helix-Arten verfolgt, aber nicht an Embryonen, sondern an erwachsenen Thieren, bei Regeneration des vorher ausgeschnittenen Auges. Obwohl es in einem Falle embryonale Ectodermzellen, in dem anderen Epithelzellen waren, aus denen das Auge sich bildete, zeigte sich in den beiden Vorgängen vollkommene Uebereinstimmung; hat sich das Epithel über der Wunde wieder erneut, so entsteht eine birn- oder apfelförmige Einstülpung, die sich bald von dem Epithel abschnürt. Das so gebildete Bläschen ist aus lauter gleichartigen Epithelzellen zusammengesetzt; bei fortschreitendem Wachsthum der Augenblase bilden sie sich zu verschiedenen Formen um, indem die dem Epithel zunächst gelegenen cylindrische Gestalt und den kugeligen Kern

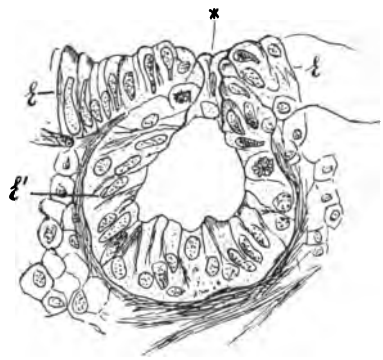


Fig. 5.

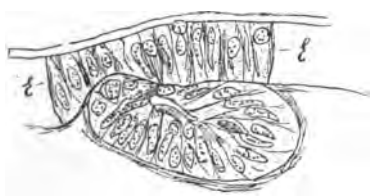


Fig. 6.

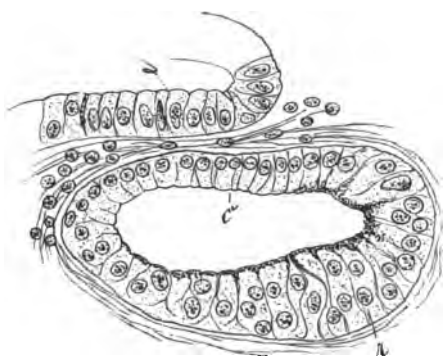


Fig. 7.

Drei senkrechte Schnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien regenerirender Schneckenaugen.
Fig. 5. *Helix hortensis.* Die Epitheleinstülpung (Augenblase) noch offen. Längsachse 0,12 mm.
Fig. 6. *H. pomatia.* Einstülpung geschlossen, noch nicht ganz abgeschnürt.
Fig. 7. *H. hortensis.* Junges Auge mit beginnender Pigmentirung, Durchmesser 0,1 mm : 0,18 mm.
* Oeffnung der Augenblase. E, e Epithel. E' Epithelzellen der Augenblase. c Cornealzellen. r Retinazellen.

an der Basis behalten und vollkommen durchsichtig werden, während die übrigen Zellen weiter wachsend sich verlängern und theils in Stäbchen- theils in Stützzellen umwandeln. In ersteren tritt das

[1]) Carrière, Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. 1. Die Regeneration bei den Pulmonaten. Würzburg, Staudinger 1880. (Auch unter dem Titel: Regenerationserscheinungen bei den Schnecken. Diss.)

Pigment schon sehr frühzeitig in Form einzelner kleiner Körnchen am freien, inneren Ende der Zellen auf und verbreitet sich allmählich gegen die Basis hin. Zugleich geht die Umwandlung der Epithelzelle in eine Sinneszelle vor sich; doch erst wenn das vordere Drittheil der Zelle pigmentirt ist, nehmen die Stäbchenzellen ihre characteristische Gestalt an, wobei das basale Ende dünner und der Kern kleiner wird. Aber schon viel früher sind deutlich zwei Schichten von Kernen, den beiden Zellformen entsprechend, zu unterscheiden. Die Veränderung der Zellen, welche zu den Secretzellen werden, ist viel geringer, ihre Gestalt anscheinend durch die der Stäbchenzellen bedingt.

Prosobranchier.

Wenn so die Epithelzellen einer erwachsenen Schnecke sich unmittelbar in Lichtsinneszellen umbilden, und das Auge aus dem Epithel entstehen kann, so wird es uns kaum überraschen, bei einzelnen Gastropoden primitive Sehorgane in Form nicht sehr scharf umgrenzter, flacher oder tieferer Einsenkungen des Epithels zu finden. Solche einfachste Augen, »Sehgruben«, sind bis jetzt von *Patella* und *Haliotis* durch Semper und Fraisse[1]) bekannt geworden.

Bei *Patella coerulea* von Mahon und Neapel sitzen an der Aussenseite der Tentakel, wo man bei den Prosobranchiern meistens die Augen findet, kleine schwarze Pünktchen. Hier sind es aber keine Augen, sondern pigmentirte Vertiefungen des Epithels, bald kugelig, mit einem kurzen, engen Hals ausmündend, bald flache Gruben mit weiter Oeffnung. Das Epithel des Tentakels setzt sich ohne Unterbrechung in diese Gruben hinein fort, zeigt dabei aber in ganz allmählichem Uebergange Veränderungen bestimmter Art, so dass der Grund und zum Theil auch die Seitenwandung des Organes mit Zellen ausgekleidet sind, welche in ihrem Bau und ihrer Anordnung ganz mit den oben beschriebenen Sehzellen des Schneckenauges übereinstimmen. Diese Zellen sind gestreckt

Fig. 8.

Fig 8a.

Fig. 8. Senkrechter Schnitt durch die Sehgrube von *Patella coerulea*. Durchmesser 0,14 mm. 1 Epithel. 2 Retinazellen. 3 Gallertkörper.

Fig. 8a. Sehzellen (1) und Secretzellen (2) stärker vergrössert.

[1]) Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1881 Bd. 35.

kegelförmig, an ihrem verbreiterten Vorderende pigmentirt und auf dem Boden der Grube am höchsten, so dass sie die vierfache Länge der Epithelzellen des Tentakels erreichen. Nach dem Rande der Einsenkung zu werden sie kürzer, in gleichem Maasse vermindert sich das Pigment und unmerklich gehen sie da in die Epithelzellen über.

Der spindelförmige schmale Kern dieser Sehzellen liegt ungefähr auf der halben Höhe der Zelle, dicht hinter dem Pigment, häufig von diesem theilweise bedeckt. Zwischen den Sinneszellen stehen die schmalen, flaschenförmigen Stütz-(Secret) Zellen, deren kugelige sich stärker färbende Kerne in der erweiterten Basis dieser Zellen liegen.

Die feine Cuticula des Epithels setzt sich über die Einsenkung als ein dicker, gallertiger Überzug fort, der wahrscheinlich von den Secretzellen abgesondert wird und als Schutz der bekanntlich sehr empfindlichen freien Enden der Sehzellen gegen das Wasser dienen mag. Die Innervirung der Sehzellen erfolgt nicht durch einen Nervenstrang, sondern durch vereinzelt antretende Nervenfasern.

Auf einer höheren Stufe steht das Gesichtsorgan von *Haliotis tuberculata;* es übertrifft nicht nur das Auge von *Patella* bedeutend an Umfang, sondern liegt auch als eine birn- oder apfelförmige Einstülpung unter dem Epithel, nur durch einen sehr kurzen hohlen Stiel mit demselben zusammenhängend.

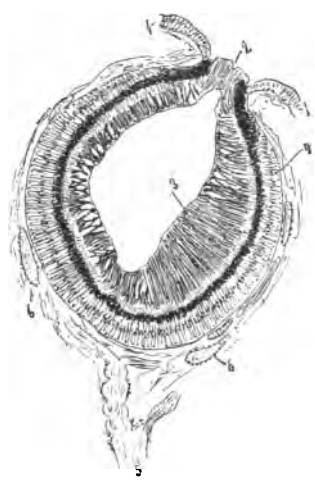


Fig. 9.

Fig. 9a.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch das Auge von *Haliotis tuberculata.* 1 : 0,9 mm Durchmesser. 1 Epithel. 2 Oeffnung des Auges, durch einen Pfropf des Gallertkörpers ausgefüllt. 3 Gallertkörper. 4 Retina. 5 Nervus opticus. 6 Ganglien des Nervus opticus.

Fig 9a. Sehzellen (1) und Secretzellen (2) von Haliotis, stärker vergrössert.

Die Sinneszellen des Auges sind sehr lang und schmal, nach unten zu fast fadenförmig; dadurch, dass sie sehr dicht stehen und dass die Kerne in dem dünnen Ende der Zellen liegen und dicker sind als diese, erklärt es sich, dass die Kerne nicht in einer Reihe neben einander stehen, sondern sich gegenseitig ausweichend eine breitere, unregelmässige Schicht bilden. Doch ist diese nach oben und unten schärfer abgegrenzt, als Fraisse abbildet.

Die Zellen sind in ihrer oberen Hälfte stark pigmentirt, am inneren Pole des Auges am längsten, und werden nach der Oeffnung zu allmählich kürzer; das Pigment nimmt nicht in gleichem Maasse ab, so dass der Uebergang in die farblosen Epithelzellen der Körperoberfläche ein ziemlich plötzlicher ist.

Der stäbchenförmige stark lichtbrechende Achsentheil der Sinneszellen ragt ein wenig über das Pigment hervor und färbt sich mit Hämatoxylin. Dieser Umstand gestattet, die conischen glasigen Enden dieser Zellen deutlich von den Secretfäden zu unterscheiden, welche von den dazwischenliegenden Stützzellen abgesondert werden. Unmittelbar über den Zellen sind die Sekretfäden deutlich von einander isolirt und färben sich weder mit Hämatoxylin noch mit Ueberosmiumsäure. So umgeben sie die Stäbchenenden; über denselben legen sie sich an einander und verschmelzen gegen die Mitte hin zu einer anscheinend homogenen, glashellen Masse, deren faserige Structur erst nach Anwendung von Chrom- oder besser von Ueberosmiumsäure deutlich wird. Während bei Einwirkung von Alkohol und Chromsäure die ganze Höhlung des Auges von dem Gallertkörper erfüllt ist, fand sich bei einem in Ueberosmiumsäure abgetödteten Auge in der Gallerte ein scharf umgrenzter Hohlraum; der Gallertpfropf, welcher normalerweise die Oeffnung des Auges erfüllte, besass eine feine Durchbohrung, durch welche bei der späteren Bearbeitung Körnchen des Farbstoffes in den Hohlraum gelangen konnten. Ob der letztere ein Kunstproduct, wage ich noch nicht zu entscheiden; die Abbildung bei Fraisse, auf welcher eine scharfe Linie den Gallertkörper der Länge nach theilt, scheint mir dagegen zu sprechen.

Die Kerne der sehr schlanken Secretzellen sind kugelig, klein und nahe der Basis derselben gelegen.

Der Nerv theilt sich vor dem Auge in mehrere Zweige, welche an verschiedenen Stellen an dasselbe antreten, und eine Anzahl kleiner Ganglien, welche dem Auge rings anliegen, durchsetzen, von denen aus dann die Nervenfasern zu den Sehzellen ziehen. Zwischen dieser ganglionären Anschwellung und dem Auge befindet sich eine feine Membran.

Das Auge sitzt in der Spitze eines dicken Augenträgers an der Aussenseite des Tentakels; sein grösster Durchmesser beträgt bei *H. tuberculata* 1 mm, bei *H. asinina* 2 mm, die grösste Länge der Stäbchenzellen bei ersterer 0,04, bei letzterer 0,13 mm.

Obschon sich das Auge von Fissurella in seinem Bau dem der meisten noch zu berücksichtigenden Schnecken gleich erweist, bestimmen mich zwei Gründe, es hier zu erwähnen. Fraisse beobachtete nämlich zuerst bei *Fissurella graeca* und *costata* die Zusammensetzung

der Schneckenretina aus zwei regelmässig abwechselnden Zellformen, den Stäbchen- und Stützzellen (Fig. 10) sowie die charakteristische Gestalt der ersteren und durch die Mittheilungen von Bergh[1]) und

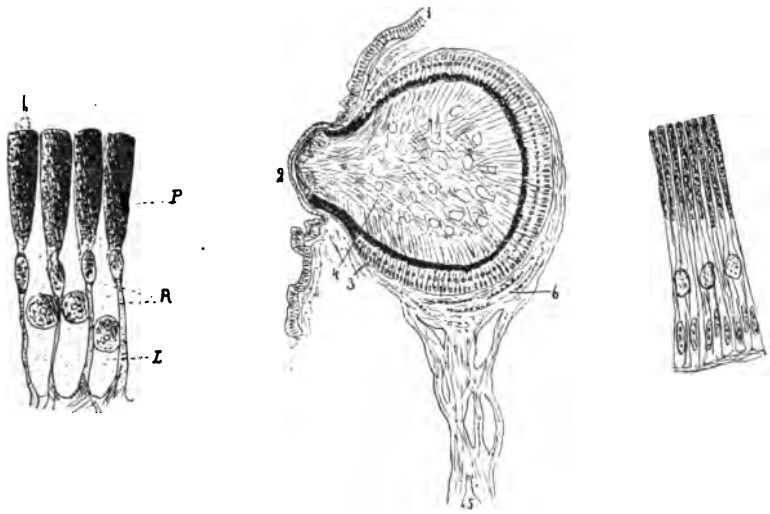


Fig 10. Fig. 11. Fig. 11a.

Fig. 10. Seh- und Stützzellen von *Fissurella* (Fraisse). R Retinazellen. P pigmentirter Theil derselben. L Stützzellen (Secretzellen).

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch das Auge von *Trochus verrucosus*. 0,8 mm Durchmesser. 1 Epithel. 2 Cornea. 3 Retina. 4 Gallertkörper. 5 Nervus opticus. 6 Ganglien desselben.

Fig. 11a. Seh- und Stützzellen, stärker vergrössert.

Braun[2]) ist bekannt, dass auch bei dieser Schnecke offene Augen vorkommen.

Bergh beschrieb solche von *Fissurella rosea* (und auch bei *Margerita Grönlandica*), während Braun an einer *Fissurella* aus dem Mittelmeere — aller Wahrscheinlichkeit nach bei einer der von Fraisse beschriebenen Arten — ein »offenes Auge« fand.

Von den im Golfe von Neapel vorkommenden *Trochus* untersuchte ich zwei Arten, *Trochus granulatus* und *Trochus verrucosus*. Das Auge von *Trochus granulatus* gleicht in seiner Form ganz dem von *Haliotis* und ist gleich diesem offen; doch ist die Oeffnung des Augenbechers im Verhältniss zu dem Durchmesser desselben bedeutend kleiner als bei *Haliotis*. Von den beiden Zellformen der Retina sind die Stäbchenzellen ähnlich denen von *Fissurella*, aber schlanker, mit langem, spindelförmigem Kern; die Secretzellen sind ebenfalls sehr schlank, ihre

[1]) Phidiana lynceus og Ismaila monstrosa. Videnskabelige Meddelelser. Kjobenhavn 1866 Nr. 7—9.

[2]) Amtlicher Bericht der Naturforscher-Versammlung 1879 *(Fissurella graeca?)*.

Kerne cylindrisch. Während bei den Augen von *Haliotis* die Zellen am Rande der Oeffnung durch das in ihnen abgelagerte Pigment verdeckt werden, sind sie bei *Trochus granulatus* deutlich zu unterscheiden und ihr Uebergang in die Epithelzellen einer- und in die Sinneszellen andererseits gut zu verfolgen. Der Gallertkörper ist dem von *Haliotis* ähnlich, mit einer centralen Höhlung (bei den conservirten Thieren); auch die Innervirung stimmt bei beiden ziemlich überein.

Das Auge von *Trochus verrucosus* (Fig. 11) ist kugelig, mit einem Durchmesser von ungefähr 0,75 mm, sein äusserer Pol ist vorgewölbt, aber nicht offen, sondern von dem Epithel des Tentakels überzogen. Dieses, sonst cylindrisch, ist an dieser Stelle plattenförmig und bildet mit einer dünnen Schicht Bindegewebe, welche darunter liegt, die Cornea. Der Gallertkörper (auf der Abbildung nur angedeutet) zeigt dieselbe faserige und blasige Gerinnung wie der von *Haliotis*. Es gelang mir nicht mit Sicherheit eine Zellenlage zwischen ihm und der äusseren Cornea nachzuweisen, so dass es den Anschein hat, als ob eine innere Cornea fehle, das Auge zwar vom Epithel abgelöst aber noch offen wäre und nur das Epithel sich darüber geschlossen habe.

Die Retina wird von ziemlich grossen Zellen gebildet, deren zwei Arten durch die in zwei getrennten Schichten liegenden Kerne klar hervorgehoben sind. Das Pigment erstreckt sich nur über einen kleinen Theil der Zellen, und nimmt nach dem äusseren Pole des Auges hin nicht ab, sondern wie bei *Haliotis* zu.

Auffallend ist das Verhalten des Nervus opticus; dieser setzt sich nicht wie in allen anderen mir bekannten Fällen an dem inneren Pole des Auges an, sondern tritt als sehr starker Strang seitlich an dasselbe heran. Dann theilt er sich in mehrere Aeste, welche um das Auge herum ein Polster mit kleinen, eingestreuten Ganglienzellen bilden, von denen aus die Nervenfasern durch eine feine Membran (Basalmembran) hindurch an die Retinazellen treten.

Als Beispiel eines Prosobranchier-Auges, bei welchem alle Bestandtheile deutlich und regelmässig ausgebildet sind, diene das Auge von *Tritonium nodiferum*. Dasselbe ist eiförmig, ungefähr 1 mm lang und 0,75 mm breit. Die Retinazellen sind gross; man unterscheidet darin leicht die schlanken, am freien Ende pigmentirten Stäbchenzellen mit einem mittelständigen, länglichen Kerne, deren jeder eine grössere Anzahl von Körnchen oder Kernkörperchen (?) besitzt und die flaschenförmigen Secretzellen mit den basalen, kugeligen Kernen, in deren jedem sich nur ein scharf hervortretendes, stark lichtbrechendes Kernkörperchen findet. Gegen den äusseren Pol zu gehen die Retinazellen

in die wasserhellen, kubischen, am Pole selbst abgeplatteten Zellen der inneren Cornea über, deren Kerne geschrumpft und wandständig sind. Die äussere Cornea ist im Gegensatz zur inneren sehr dick; die hohen Epithelzellen sind hier nur wenig verkürzt (wie bei allen Gastropoden fehlen an dieser Stelle die Schleimzellen), und unter ihnen liegt eine mächtige Schicht von Bindegewebe und Muskelfasern. Nach innen zu ist diese durch eine feine Membran aus Plattenzellen (Endothel) abgegrenzt, welcher die innere Cornea dicht anliegt, ohne mit ihr zu verwachsen. Der Sehnerv tritt als dicker Stamm von 0,15 mm Durchmesser an den inneren Pol des Auges heran und umfasst es allseitig gleichmässig, nach aussen zu allmählich abnehmend, so dass seine Scheide zugleich die Hülle des Auges bildet.

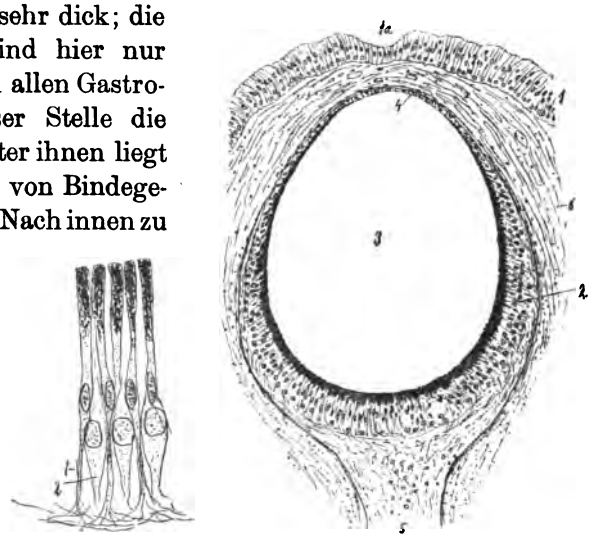


Fig. 12a. Fig. 12.

Fig. 12. Medianer Längsschnitt durch das Auge von *Tritonium nodiferum*. Längsachse 0,9 mm. 1 Epithel. 1a äussere Corneazellen. 2 Retinazellen. 3 Gallertkörper. 4 innere Corneazellen. 5 Nervus opticus. 6 Bindesubstanz.
Fig. 12 a. Sehzellen (1) und Secretzellen (2) stärker vergrössert.

Der Innenraum des Auges wird durch einen Gallertkörper ausgefüllt, welcher unter dem Einfluss der Reagentien zu einer homogenen, sehr spröden Masse gerinnt. (Er ist auf der Zeichnung nicht angegeben.)

Dies Auge kann man nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse wohl als den Typus eines vollkommen ausgebildeten Sehorganes der Prosobranchier betrachten; eine höhere Entwicklung erlangt nur das später zu erwähnende Auge von *Pteroceras*.

Opistobranchier.

Die dem Gehirn aufsitzenden Augen der Hinterkiemer scheinen unentwickelte oder rückgebildete Organe darzustellen. Bei einer *Aeolis* (Fig. 13) war das dem Gehirnganglion anliegende kleine Auge unregelmässig kugelig; die hintere (innere) Wandung bestand aus nur wenigen grossen, plumpen Zellen mit grossen Kernen, welche an ihrem distalen Ende pigmentirt waren, ohne die sonst so charakteristische Gestalt der

Sehzellen zu besitzen, deren Platz sie behaupteten. Die vordere Wand (Cornea) zeigte sich aus einer grösseren Anzahl kleiner, unpigmentirter Zellen mit kleinen Kernen zusammengesetzt.

Aehnlich scheinen auch die kleinen Augen von *Doris* und *Philine aperta* gebaut zu sein.

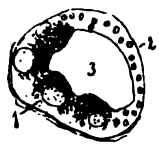


Fig. 13. Senkrechter Schnitt durch das Auge einer *Aeolis sp.* 0,1 : 0,8 mm Durchmesser. 1 Sehzellen mit grossen und 2 Corneazellen mit kleinen Kernen. 3 Hohlraum mit dem (nicht gezeichneten) Gallertkörper.

Die vom Gehirn entfernter und der Körperoberfläche näher gelegenen Augen der Opistobranchier zeigen in ihrem Bau grosse Uebereinstimmung mit den Augen der Prosobranchier.

So ist das grosse Auge von *Aplysia* ähnlich dem von *Fissurella*, die Seh- und Secretzellen deutlich ausgebildet, erstere mit kleinen ovalen, letztere mit grossen kugeligen Kernen. Sehr klein und gleichfalls kugelig sind die Kerne der inneren Corneazellen, welche am Pol des Auges ziemlich platt, durch eine Anzahl pigmentloser Cylinderzellen allmählich in die Retinazellen übergehen. Das Pigment der Sehzellen dagegen beginnt plötzlich mit voller Intensität an dem Rande der inneren Cornea und zieht als schmales, ziemlich scharf begrenztes Band durch die Retina, nur das distale Ende der Zellen bedeckend.

Ein breiter hyaliner Saum, der sich in manchen Fällen zwischen dem harten Gallertkörper und der Retina befindet, könnte für eine verschmolzene Stäbchenschicht gehalten werden, ist aber als die nicht erhärtete Aussenschicht (Rinde) des Gallertkörpers zu betrachten.

Pulmonaten.

Die Augen der Lungenschnecken weichen nur ein wenig von denen der Vorderkiemer ab. Es sind die nämlichen Bestandtheile in ähnlicher Ausbildung, die wir in der Retina derselben finden, vielleicht nicht ganz so regelmässig angeordnet wie dort.

So scheint öfters die Grösse der Secretzellen vermehrt, ihre Zahl dagegen vermindert zu sein[1]) (*Helix arbustorum*), so dass auf dem Längsschnitt zwischen zwei Secretzellen 2—3 Stäbchenzellen liegen.

[1]) Babuchin (Ueber den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. Sitzungsberichte d. kaiserl. Akad. d. Wissenschaften, Wien 1866, Jahrgang 1865 Bd. 52 Abth. 1) hat die Secretzellen zuerst gesehen und abgebildet. Er beschreibt aus der Retina von *Limax* und *Helix* zwei Zellformen, schmalere, zum Theil pigmentirte Stäbchenzellen mit einem centralen, stark lichtbrechenden, cuticularisirten Achsenstrang und kleinem basalen Kern, und grössere, pigmentfreie Centralzellen mit grossem runden Kern; ebenso hat er den Bau der inneren Cornea erkannt. Als ich meine Untersuchungen über die Regeneration des Schneckenauges machte, war mir leider die Arbeit Babuchin's nicht zur Hand. Sonst hätte

Die Gestalt der letzteren ist kegel- oder keulenförmig, mit einem kleinen kugeligen oder (*Helix*) spindelförmigen Kern, der in dem basalen Ende der Zelle liegt; diese ist an ihrem freien Ende (*H. pomatia*) oder bis zu dem Kern (*H. arbustorum*) pigmentirt. Die flaschen-

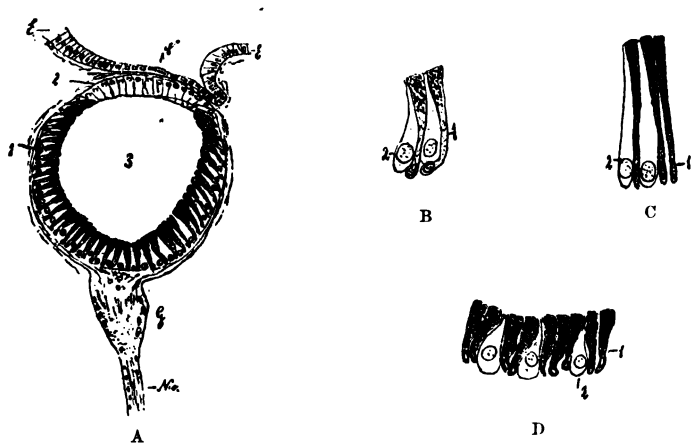


Fig. 14.
A Medianer Längsschnitt durch das Auge von *Helix pomatia*, Längsachse 0,29 mm. 1 Retina. 2 innere Cornea. 3 Gallertkörper. C äussere Cornea. E Epithel. G peripheres Ganglion opticum. No Nervus opticus.
B, C, D Sehzellen (1) und Secretzellen (2) von *Helix hortensis* (B), *H. pomatia* (C), und *H. arbustorum* (D), stärker vergrössert.

förmigen Secretzellen sind umfangreicher und besitzen einen grossen, kugeligen Kern; zuweilen (*H. arbustorum*) kann man auf sehr dünnen Schnitten den Zusammenhang zwischen der Zelle und der jüngsten Schicht des Gallertkörpers (also des Secretes) deutlich sehen.

---

ich damals schon seinen Befund bestätigen können, wenn ich auch in der Deutung desselben — er betrachtete die Centralzellen als den Zapfen der Wirbelthiere analog — von ihm abweiche.

Hensen's gleichzeitige Abhandlung (Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1865 Bd. 15: Ueber das Auge einiger Cephalopoden) bricht mit der Tradition, die Bestandtheile des Wirbelthierauges im Schneckenauge wiederfinden zu wollen, und wurde so grundlegend für die neuere Forschung. Swammerdamm hatte aus dem Auge von *Helix*: Chorioidea, Retina, Linse und Glaskörper beschrieben und noch Keferstein sah daran eine Sclerotica, Cornea, zweischichtige Retina und Linse.

Simroth, Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Mollusken. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1876 Bd. 26. Simroth betrachtet die Stäbchenzellen Babuchin's nur als Pigmentzellen, die Stützzellen als Sinneszellen; leider erhielt er trotz der grossen Sorgfalt, welche sich in seiner Darstellung ausspricht, kein Präparat, welches ihm ein ganz klares Bild geben konnte, und ich folgte deshalb in der Deutung meiner Präparate mehr den älteren Autoren.

Gegen den äusseren Pol zu gehen die Retinazellen in die bei *Helix* lang cylinderförmigen, farblosen Zellen der inneren Cornea über (Hensen's Fadenzellen), deren kugeliger Kern an der Basis der Zellen liegt. Zwischen der inneren Cornea und den etwas abgeplatteten Zellen der äusseren Cornea ist immer eine, meist sehr dünne Schicht von Bindegewebe nachweisbar.

An dem inneren Pol des Auges liegt ein kegelförmiges Ganglion, welches von dem Sehnerv durchsetzt wird, ehe dessen Fasern sich um das Auge herum ausbreiten. Dieses periphere Ganglion opticum — es entspricht der »ganglionären Anschwellung« bei den Prosobranchiern — findet sich schon von Oscar Schmidt in dessen Atlas zur vergleichenden Anatomie (Jena 1854) abgebildet, scheint aber inzwischen wieder in Vergessenheit gerathen zu sein.

Der glashelle Gallertkörper erhärtet zu einer homogenen Masse, die von aussen nach innen an Dichtigkeit zunimmt. Die äusserste — jüngste Schicht — ist meist noch flüssiger und wurde als »Glaskörper« bezeichnet, als man dem Gallertkörper den unberechtigten Namen einer »Linse« beilegte.

Es erübrigt noch eine kurze Erwähnung der verschiedenen Formen, unter welchen die Cornea des Schneckenauges auftritt. Abgesehen von *Trochus* sind bei den entwickelten Augen immer eine äussere und eine innere Cornea leicht nachweisbar, die dadurch entstanden sind, dass einerseits die Oeffnung der abgeschnürten Augenblase sich schloss, und andererseits das Epithel über derselben zusammenwuchs. Sehr verschieden ist aber das Grössenverhältniss, in dem die beiden Zellenlagen zu einander stehen. Immer fehlen in der äusseren Cornea die Schleimzellen, die gewöhnlich mit den sogenannten Cylinderzellen zusammen das Epithel bilden, und fast regelmässig sind die Epithelzellen an dieser Stelle verkürzt, auch wenn sie ihre Form beibehalten. Die Veränderung kann nur eine geringe sein, wie bei *Tritonium nodiferum* und *Cyprea*, sie kann zunehmen, wie bei *Helix* und *Murex*, bis zu dem äussersten Grade, einem Epithel von Plattenzellen, den *Trochus* aufweist. Ebenso ist es mit der inneren Cornea, die bei *Helix* aus langen Cylinderzellen mit kugeligem Kern, bei *Tritonium* aus bedeutend abgeflachten Zellen mit geschrumpften Kernen und bei *Murex* aus platten Zellen mit dünnen scheibenförmigen Kernen besteht. Zwischen dem äusseren und inneren Epithel liegt eine Schicht Bindegewebe, häufig sehr dünn (*Helix*), oder mächtiger (*Murex*) und von Muskelfasern durchzogen (*Tritonium*). In den beiden letzten Fällen ist die Bindegewebslage nicht mit der inneren Cornea verwachsen, sondern nach innen zu mit einer feinen kernhaltigen Membran (einem Endothel) bekleidet.

Ueberall fanden sich in der Retina die zwei Formen der Stäbchen- und Secretzellen in regelmässiger Abwechslung neben einander stehend und anscheinend eigenartig gebaut. Untersucht man aber das Epithel dieser Schnecken, so findet sich, dass die Retinazellen nur die beiden typischen Zellformen dieses Epithels wiederholen, dass die Stäbchenzellen bei ihrer Umwandlung in Lichtsinneszellen nur eine unbedeutende, die Secretzellen fast gar keine Veränderung ihrer äusseren Gestalt erlitten haben.

Wie man sich gewöhnlich ausdrückt, besteht das Epithel der Schnecken (zunächst der Prosobranchier) aus Cylinderzellen; dies ist aber nur bedingt richtig für einzelne Körpertheile, an welchen weder Flimmerbewegung noch Schleimabsonderung stattfindet. An der ganzen übrigen Körperoberfläche ist das Epithel aus sehr regelmässig abwechselnden Flimmer- und Schleimzellen und aus Sinneszellen zusammengesetzt. Die Flimmerzellen enthalten ein körniges Protoplasma, besitzen einen Cuticularsaum mit Cilien und ihr länglicher, spindelförmiger Kern findet sich ungefähr auf halber Höhe der Zelle oder noch näher nach ihrem Ende zu. Ihre Gestalt ist nicht die eines Cylinders, sondern eines langgestreckten, schlanken Kegels. Die dazwischengestellten Schleimzellen sind flaschenförmig, an der Basis ausgebaucht, nach aussen zu sich verschmälernd. Ihr Inhalt ist homogen und farblos, der kugelige Kern liegt in der Basis oder nur ein wenig oberhalb derselben. Auch bei auffallender Höhe und Dünne der Zellen bleiben diese Verhältnisse unverändert. Fig. 15 stellt einige Epithelformen vom Fusse und den Augenträgern verschiedener Schnecken dar, zur Vergleichung mit den früher beschriebenen Retinazellen. Darnach stimmen Retina und Epithel sowohl in der Art, wie sie aus zweierlei Zellen zusammengesetzt sind, als in der Form dieser Zellen selbst vollkommen überein, und es scheint mir damit nicht nur die Gestalt der Sinneszellen, sondern auch die Anwesenheit und Function der früher als »Stützzellen« bezeichneten Gebilde erklärt. Das Auge entsteht ja, indem die Lichtempfindung, bekanntlich eine Eigenschaft des Protoplasmas (Zellkörpers), sich auf bestimmte Stellen des Ectoderms oder Epithels der Körperoberfläche concentrirt, welche sich dann vertiefen und unter die letztere einsenken. Mit Berücksichtigung dessen, was wir über die ontogenetische Entstehung des Auges schon sicher wissen, glaube ich den Vorgang richtig

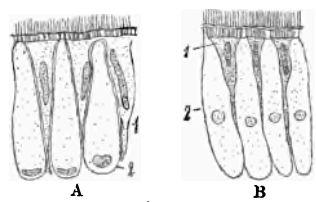


Fig. 15.
Epithelzellen von *Fasciolaria lignaria* (A) und *Tritonium cutaceum* (B). 1 umgeänderte Epithelzellen mit Cuticularsaum und Cilien, 2 Schleimzellen.

zu schildern, indem ich annehme, dass die Protoplasma (Flimmer)-Zellen der betreffenden Stelle Pigment bilden und durch die cuticulare Umwandlung eines Theiles der Zelle in ein »Stäbchen« zu den Sinneszellen werden, während die Schleimzellen ihre Function mit geringer Veränderung beibehalten und eine Gallertschichte absondern, welche zunächst die Sinneszellen gegen die Einwirkung des äusseren Mediums schützt (*Patella*), später bei höherer Entwicklung des Auges dessen Hohlraum als durchsichtiger und lichtbrechender Gallertkörper ausfüllt.

Das Pigment, welches den erregbaren Theil der Zelle wie ein Mantel umhüllt, hat bekanntlich die Aufgabe, seitliche Lichtstrahlen und das durch die meist durchsichtige Haut eindringende Licht abzuhalten und so eine genauere Empfindung und die Entstehung von Bildern zu ermöglichen.

Vergleicht man die Augen von *Patella*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Trochus* mit einzelnen Stadien aus der embryonalen Entwicklung des Pulmonaten-Auges, so zeigt sich zwischen beiden eine solche Ähnlichkeit, dass man wohl unbedenklich die Ansicht aussprechen kann, wir sähen dort die allmähliche Entstehung des Sinnesorganes in dem Thierstamm der Gastropoden, und dass somit das Auge dieser Thiere ein schönes Beispiel sei für die Wiederholung der Phyllogenie in der Ontogenie. Die früheste embryonale Anlage des Organes als Einsenkung des Ectoderms würde der Sehgrube von *Patella*, das vorgerücktere Stadium des vergrösserten noch nicht abgeschnürten Augenbläschens dem offenen Sehorgan von *Haliotis*, und die beginnende Trennung desselben vom Epithel dem bald offenen bald geschlossenen Auge von *Fissurella* und *Trochus* entsprechen. Bei letzteren Schnecken vollzöge sich also dieser Uebergang gerade zu unserer Zeit, sozusagen unter unseren Augen[1]).

Von den Sinnesorganen des Ectoderms, welche bei ihrer Bildung so sehr äusseren Einflüsse ausgesetzt sind und in der That selbst bei nahe verwandten Thieren zuweilen einen auffallend verschiedenen Bau besitzen, würde eine sprungweise, mit der Ausbildung der inneren Organe nicht übereinstimmende Entwicklung nicht überraschen. Hat man ja schon gesagt, ein Sinnesorgan bilde sich, wie und wo es Lust habe.

Um so wichtiger musste es mir sein, als ich bei nachträglicher Prüfung der nur nach anatomischen und physiologischen Merkmalen eingehaltenen Reihenfolge meiner Darstellung fand, dass dieselbe nicht

[1]) Fraisse (Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 35) hat schon denselben Gedanken, aber in umgekehrter Form ausgesprochen, indem er diese Bildungen als »Augen von embryonalem Typus« beschrieb.

nur dem Gang der embryonalen Entwicklung, sondern auch genau der Stellung der Thiere im System[1]) entsprach, dass hier also die Vervollkommnung des Auges Hand in Hand ging mit der Fortbildung des ganzen Thieres.

Wenn man annimmt, die Sinnesorgane seien durch Localisirung eines ursprünglich auf der ganzen Körperoberfläche verbreiteten Sinnesepithels entstanden, so hat es nichts Auffallendes, wenn sich zuweilen eine grössere Anzahl von Augen findet, als die Regel ist. R. Bergh[2]) hat das Vorkommen von drei Augen bei mehreren Opistobranchiern (*Doriopsilla areolata*, *Phidiana lynceus*) beschrieben und ich fand bei einem Prosobranchier, *Murex erinaceus*, in dem einen Tentakel ein, in dem anderen zwei wohl entwickelte Augen. Dieselben stehen etwas seitlich über einander, sind von gleicher Grösse und die beiden Zweige des N. opticus, welche an sie herantreten, sind gleich stark. Auch die histologischen Elemente sind in jedem Auge in derselben regelmässigen Weise ausgebildet.

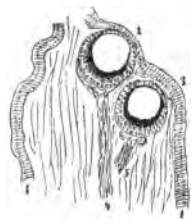


Fig. 16.
Scizze eines Längsschnittes durch den Tentakel von *Murex erinaceus* und die zwei in demselben gelegenen Augen. Durchmesser eines Auges 0,18 mm. 1 Epithel. 2, 3 die Augen, senkrecht durchschnitten. 4, 5 die beiden Äste des Sehnerven.

Von den Lungenschnecken ist ein ähnlicher Fall durch Bonnet[3]) bekannt, welcher gelegentlich seiner Versuche über die Wiedererzeugung einen regenerirten Tentakel von *Helix pomatia* beobachtete, in dessen Knopf zwei Augen nebeneinander lagen.

Das auffallendste Beispiel von Vieläugigkeit hat Semper[4]) von den Onchidien mitgetheilt. Die Verhältnisse sind kurz folgende: Die Onchidien, nackte Lungenschnecken, welche den Meeresstrand der Philippinen bewohnen, besitzen am Kopfe zwei normale Augen. Auf dem Rücken der meisten Species stehen contractile Papillen, auf deren Spitze man mit der Lupe zwei, drei oder vier kleine, schwarze Punkte erkennen kann. Die Grösse derselben schwankt zwischen 0,28 und 0,125 mm Durchmesser, noch veränderlicher ist ihre Zahl. Die meisten solcher »Rückenaugen« besitzt die grösste Art, *Onchidium tonganum*, nämlich 98 auf 36 Papillen, die wenigsten *O. ambiguum*, 3 — 5 in 1 bis 2 Haufen. Ungefähr 80 Augen scheinen das mittlere Vorkommen zu sein, welche Anzahl auch dem *O. verruculatum* zukommt. Bei letzterer Art findet man auf einem

[1]) Claus, Zoologie 1882.

[2]) R. Bergh, Die Doriopsen des Mittelmeeres. Jahrbücher der deutschen malakozoologischen Gesellschaft (VII. Jahrgang) 1880.

[3]) Ch. Bonnet, Collection complete des oeuvres de Ch. B. tome V, 1. Neuchatel 1781.

[4]) C. Semper, Ueber Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden 1877.

senkrechten Schnitt durch die Mitte des Auges von aussen nach innen gehend, zunächst eine stark convexe Cornea, aus einer äusseren Schicht von reinem Cylinderepithel und einer inneren Bindegewebslage bestehend. Unter der Cornea liegt eine aus 5 grossen Zellen bestehende Linse, von denen die grösste den äusseren (*l*), die anderen zusammen den inneren convexen Theil bilden (*l'*), deren jeder von einer Linsenkapsel umgeben ist. Die Retinazellen (*S*, *r*) stehen so, dass ihre Basis mit dem Kern nach innen, das freie Ende mit den Stäbchen nach aussen gerichtet ist. Der antretende Nerv durchbohrt die Retina und seine Fasern setzen sich an die Basis der Retinazellen an.

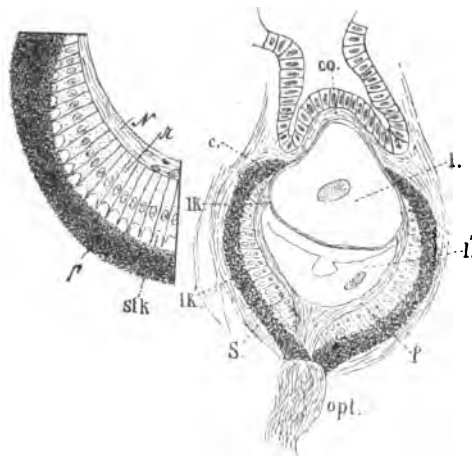


Fig. 17.
Senkrechter Schnitt durch ein Rückenauge von *Onchidium verruculatum*, daneben ein Theil der Retina, stärker vergrössert. (Semper.) c Ciliarring. co Cornea. f Nervenfasern. l, l' Linsenzellen. lk Linsenkapsel. opt Nervus opticus. S Stäbchenschichte. N Fasern des N. opticus. p Pigment. r Retinazellen. stk stäbchenartige Körper. Längsachse des Auges 0,15 mm.

Wie man sieht, haben diese Bildungen mit dem Gastropoden-Auge nichts gemein. Dagegen liess sich Semper durch die aus Zellen gebildete »Linse« und die auffallende Stellung der Stäbchenzellen bewegen, diese »Rückenaugen« als nach dem Typus der Wirbelthieraugen gebaut zu betrachten; er wurde dabei durch die Annahme geleitet, dass die Lage der Stäbchenzellen bei den Wirbellosen umgekehrt sei wie bei den Wirbelthieren. Da dies nun, wie wir später sehen werden, nicht der Fall ist, und namentlich, da bis jetzt die Ursache der Umkehrung der Retina in den Rückenaugen ganz und die Entwicklung derselben grossentheils unbekannt ist, fehlt jede Möglichkeit, diese Gebilde an ihrer gehörigen Stelle einzureihen.

Ich habe die Betrachtung der Retina von *Pteroceras* hierher an das Ende des den Schnecken gewidmeten Kapitels verschoben, da dieselbe ihrer histologischen Verhältnisse halber mit dem Heteropoden-Auge zusammen besprochen werden kann, und uns von dem Gastropoden-Auge zu diesem wie zu den Augen einiger Würmer, der Cephalopoden und Vertrebaten, hinüberleitet.

Während bei den Schnecken im Allgemeinen das »Stäbchen« in der Achse der Sinneszellen liegt, gar nicht oder nur wenig über

deren Ende hervorsieht und von der Zelle und ihrem Pigment mantelförmig umhüllt ist, ragt es bei *Pteroceras* und allen höheren Thieren mehr oder weniger breit über die Pigmentgrenze der Zelle hervor.

Das Auge[1]) ist sehr gross, die Retina besitzt einen Durchmesser von 0,21 mm (ungefähr gleich dem eines ganzen Helix-Auges) und besteht aus zwei Zellformen, einer breiten, welche einen kugeligen Kern im basalen Ende trägt und zugespitzt endigt und einer schmalen mit länglichem, mittelständigem Kern, welche sich vorne verbreitert. Ich glaube in der einen die Secret-, in der anderen die Stäbchenzellen wiederfinden zu dürfen. Letztere sind stark pigmentirt und setzen sich über das Pigment hinaus in ein cylindrisches Stäbchen fort, welches ungefähr ebenso lang ist als die Zelle selbst. Die Stäbchen bestehen aus einer festen Achsensubstanz, welche bei dem Gerinnen sich unregelmässig spaltet, und einer weicheren Rindenschicht.

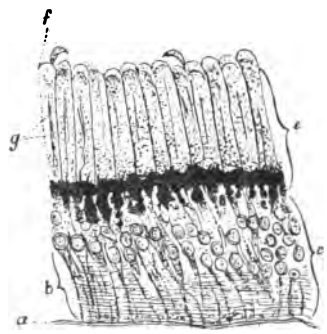


Fig. 18.
Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina von *Pteroceras*. (Hensen.)
a Basalmembran. b Nervenschicht. c Zellenschicht (kernhaltige Enden der Sehzellen). e Stäbchen. f Kappen der Stäbchen. g Kanal in den Stäbchen.

Ausser diesen beiden Zellformen beschreibt Hensen noch sehr schlanke, fadenförmige Zellen, die in einen feinen Faden ausgehen.

Der Gallertkörper ist hier wie in vielen anderen Fällen nach aussen zu fester als in dem hinteren Theile, was zur Unterscheidung einer »Linse« und eines »Glaskörpers« Veranlassung gab. Dies Verhältniss dürfte sich leicht durch die Annahme erklären lassen, dass der Gallertkörper anfangs gleichmässig von allen Seiten her, später in Folge der fortschreitenden Differenzirung der Zellen des Auges nur noch von den seitlich und rückwärts gelegenen Stützzellen abgesondert werde.

II. Heteropoden.

Aehnlich dem Gastropoden-Auge, und zunächst dem von Pteroceras gleichend, aber viel complicirter gebildet sind die Augen der Heteropoden[2]). Bei diesen durchsichtigen Thieren liegt das Organ

[1]) V. Hensen, Ueber den Bau des Schneckenauges und die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1866 Bd. 2.

[2]) Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 15. Nach persönlichen Mittheilungen Hensen's ist der Bau der Stäbchen-

und seine Verbindung mit dem Gehirn fast offen vor Augen. Beiderseits vom Gehirn zieht ein gerader, dicker Nerv zu dem Auge und bildet an dessen Rückwand ein Ganglion. Das Auge selbst ist von einer weiten Kapsel umschlossen, an deren Wandung es durch Muskeln, die seine Beweglichkeit bedingen, angeheftet ist. Seine Gestalt ist im Allgemeinen länglich, nach hinten zu kahnförmig erweitert; in letzterem Theile liegt die Retina. Diese ist einschichtig, gleich der der Gastropoden, ihre Stäbchenzellen sind aber ganz verschieden gebaut je nach den Stellen, an welchen sie stehen. Theils sind sie lang, cylinderförmig mit einem endständigen Kern und langem Stäbchen, und an der Grenzzone von diesem und der Zelle pigmentirt, theils kürzer mit niedrigem Stäbchen und unpigmentirt, theils ganz kurz und dick. Die Stäbchen sind deutlich quergestreift. Der Gallertkörper, welcher den Innenraum des Auges erfüllt, ist im vorderen Theil kugelförmig und dicht, (»Linse«), nach hinten zu weicher und formlos.

III. Würmer.[1])

Auch in dieser Gruppe finden sich bei den höher stehenden Thieren sehr ausgebildete Sehwerkzeuge, bei niederen Arten primitive Organe für Lichtempfindung. Die einfachsten Gebilde, welche bis jetzt bekannt sind, kommen den *Turbellarien* zu. Sie sind immer aus wenigen, zuweilen nur aus einer Zelle gebildet oder entstanden und besitzen manchmal einen lichtbrechenden Körper. Man unterschied früher wohl zwischen »Pigmentflecken, die dem Gehirnganglion aufgelagert seien« und zwischen Augen, doch erweisen sich auch die ersteren aus Zellen, die von einer Pigmentschale umhüllt sind, zusammengesetzt.

Einzellige Augen finden sich vielleicht bei *Polycelis nigra*[2]). Das Vorderende des Körpers ist am Rande mit einer dichten Reihe schwarzer

zellen ein anderer, als in obiger Abhandlung geschildert ist, und es sind neuere Angaben darüber zu erwarten. Ich hatte mich gleichfalls mit der Untersuchung der Heteropoden-Retina beschäftigt, aber bei der Schwierigkeit der Untersuchung ohne lebendes Material noch kein befriedigendes Resultat erhalten.

M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1869 Bd. 5.

[1]) Ich schalte diese Gruppe zwischen den Gastropoden und den Cephalopoden ein, weil die hier ganz selbständig entwickelten Sehorgane einiger Familien eine bedeutende Aehnlichkeit mit den Augen der Schnecken und in einzelnen Punkten auch mit denen der Cephalopoden besitzen, ohne die hohe Ausbildung der letzteren zu erreichen.

[2]) Fr. Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

J. Carrière, Die Augen von *Planaria polychroa* Schmidt und *Polycelis nigra* Ehrb. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 20.

Punkte besetzt, die wir für Lichtempfindungsorgane halten müssen. Sie bestehen aus einem gallertigen, kugeligen Körper (*c*), welcher bis auf den äusseren Pol von Pigment umgeben ist und an dessen innerem Pole der halbkugelförmige, helle Theil einer Zelle liegt, deren Kern (*h*) der Pigmentschale angelagert und öfters in die Pigmentkörner eingebettet ist. Darnach könnte man das ganze Gebilde als eine Zelle betrachten, deren vorderer peripherer Theil Pigment, deren centraler oder axialer den hyalinen Innenkörper abgeschieden hat.

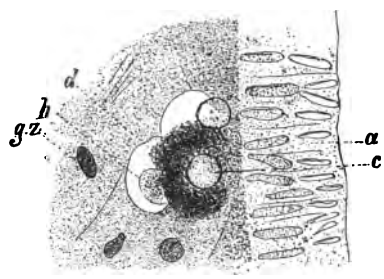


Fig. 19.
Senkrechter Schnitt durch ein Auge von *Polycelis nigra*. Durchmesser 0,016 mm. a Epithel. c kugeliger Körper. d Pigment. h Kern der Sehzelle. gz Kern einer Ganglienzelle.

Während diese einfachen Bildungen hauptsächlich am Vorderrande des Kopfendes stehen, treten sie an den Seitenrändern als zusammengesetzte Organe auf, indem 2 oder 3 dicht an einander gelagert sind. Dabei sind sie durch eine schmale Zwischenwand getrennt, oder so verschmolzen, dass letztere schwindet und die beiden kugeligen Körper in einer gemeinsamen Höhlung liegen.

Die Anzahl der »Augen« ist sehr schwankend; so betrug bei einem Thier von nicht ganz 1 cm Länge die Zahl der einfachen Augen auf der einen Seite 12, auf der andern 22, die der zusammengesetzten dort 14, und hier 21, also links fast noch einmal so viel als rechts.

Die Verbindung des Gehirns mit den Augen ist bei *Polycelis* nicht deutlich zu erkennen.

Bei *Planaria polychroa* (Fig. 20) und *lactea*, sowie bei der Mehrzahl der *Planarien*, liegen zwei Augen neben einander auf der Oberfläche des Kopfendes, ungefähr 1 mm weit aus einander. Jedes Auge besteht aus einer becher- oder napfförmigen Pigmentschale, die aus kleinen Pigmentkügelchen zusammengesetzt ist. Die Höhlung des Augenbechers ist von kolbenförmigen, hyalinen Gebilden erfüllt, die am besten einem massiven Trichter mit langer Röhre vergleichbar sind. Der dünne Theil des Kolbens verläuft gradlinig bis zu dem pigmentfreien, seitlichen Rande des Auges, erfährt hier bei dem Austritte aus demselben eine je nach seiner Lage verschieden starke Knickung und setzt sich als lichtbrechende dicke Faser schräg nach unten fort. Diese Fasern treten in ein Ganglion, welches etwas grösser ist als das Auge, aus einer peripheren Rindenschicht mit den Kernen und einer centralen Fasermasse besteht und durch einen dicken Nerven mit dem Gehirn verbunden ist.

(Leydig's birnförmiges Ganglion). Das durchsichtige Ganglion opticum wurde von älteren Autoren als »Linse« betrachtet; es ist so gelegen, dass die in das Auge einfallenden Lichtstrahlen es durchsetzen müssen — eine Einrichtung, welche sich auch im Auge höherer Thiere findet.

Der grösste Durchmesser des Auges ist gleich 0,14 mm, der kleinste 0,09 mm, der eines Sehkolbens im Querschnitt 0,015 mm.

Die Form des Pigmentbechers ist nicht immer eine kugelige; häufig zeigt er eine oder mehrere Einschnürungen, welche so tief sein können, dass das Auge in mehrere Theile zerfällt. Lässt schon dies Verhalten auf die Entstehung des Auges als aus einer Anhäufung von Einzelaugen schliessen, so wird diese noch wahrscheinlicher durch Beobachtungen, welche gelegentlich der Regeneration abgeschnittener Köpfe der *Planarien* gemacht wurden. Man findet nämlich da, wo sich neue Augen bilden, längliche Zellen, deren eines Ende einen grossen Kern enthält, während das andere mit Pigmentkörnchen erfüllt ist. Diese Zellen stehen theils vereinzelt, theils näher beisammen,

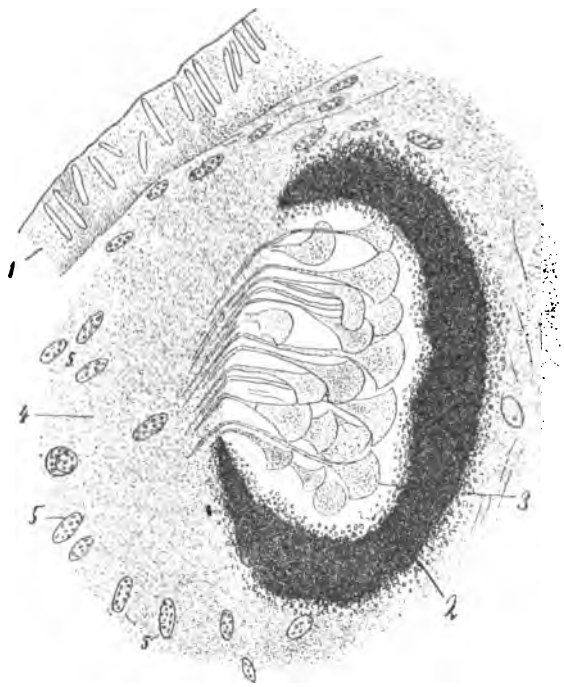


Fig. 20.
Senkrechter Schnitt durch ein Auge von *Planaria polychroa*. 1 Epithel. 2 Pigmentschale. 3 Kolben (etwas geschrumpft). 4 Ganglion opticum. 5 Kerne von Ganglienzellen. Durchmesser 0,09 : 0,14 mm.

immer so, dass Pigment und Kern bei allen nach der gleichen Richtung liegen. Die Beobachtungen reichen nicht weiter, aber es ist die fernere Entwicklung des Auges wohl so zu denken, dass das Pigment der einzelnen Zellen zu der gemeinsamen Schale verschmilzt, während aus dem Rest der Zellen die Kolben entstehen. Dadurch würde es auch ermöglicht, die Augen von *Polycelis* mit denen von *Planaria* in Beziehung zu bringen, indem bei jenen die Bestandtheile des zusammengesetzten Planarien-Auges als Einzelaugen bestehen blieben.

Auch bei den *Tremadoten* kommen Augen vor und wo dieselben näher untersucht wurden, scheint ihr Bau ähnlich dem der Planarien-Augen, aber viel einfacher zu sein. Bei *Tristomum coccineum*[1]) finden sich vier Augen, mit der Oeffnung gegen einander gerichtet. Sie bestehen aus einer schüsselförmigen Pigmentanhäufung, welche einen ovalen Körper umschliesst, in dessen Innerem man Andeutungen von Stäbchen oder Kernen wahrnimmt. An diesen schmiegt sich, dem Pigmente gegenüber, eine grosse Ganglienzelle, durch welche das Licht in das Auge eintritt. Ich glaube hierin die typischen Bestandtheile des Planarien-Auges — Ganglion, Innenkörper und Pigmentschale — wieder finden zu dürfen, so dass das Tristomum-Auge diesem als ein einfacher, aber im Princip gleich gebautes Organ entspräche.

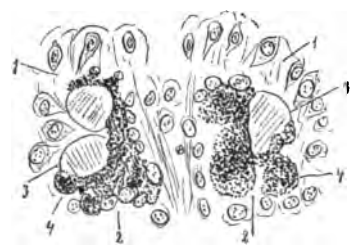


Fig. 21.
Theil eines Querschnittes durch das Gehirn und die Augen von *Mesostomum personatum* (Skizze). 1 Gehirn mit Ganglienzellen. 2 die beiden Augen. 3 die kugeligen, hellen Körper. 4 die pigmentirten Zellen derselben. Durchmesser eines Auges 0,05 mm.

Die Augen der *Rhabdocoelen Strudelwürmer*, scheinen denen der Dendrocoelen ähnlich gebaut zu sein. In der Zwei- oder Vierzahl vorhanden liegen sie innerhalb des Gehirnganglions und bestehen bei *Mesostomum personatum* aus einem unregelmässig gestellten Haufen pigmentirter Zellen, eine Schale mit nach seitswärts und aussen gerichteter Oeffnung bildend. In dieser Höhlung liegen zwei (vielleicht auch mehr) helle, kugelige, gestreifte »Innenkörper«, denen ähnlich, welche bei *Tristomum* vorkommen, und nach aussen zu wird das Ganze durch Ganglienzellen und Nervenfasern begrenzt und abgeschlossen. In entsprechender Weise scheinen nach Graff[2]) die Augen der übrigen Rhabdocoelen gebaut zu sein.

Bei den Räderthieren (*Rotatorien*) bezeichnet man Pigmentflecke, welche entweder unpaar x-förmig oder paarig mit lichtbrechenden Körpern dem Gehirn aufliegen, als Augen. Ihr Bau ist nicht näher erforscht.

Anneliden.

Egel.

Die bekannten becherförmigen pigmentirten Organe an dem Kopfe der *Hirudineen* kann ich nicht für Augen halten — ihr Bau ist zu

[1]) A. Lang, Ueber das Nervensystem der Trematoden. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel Bd. 2.

[2]) L. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

abweichend von allen bekannten Lichtsinnesorganen, und die Anwesenheit von Pigment kann für sich allein nicht als entscheidend betrachtet werden. Die Zusammensetzung dieser zweifelhaften »Augenbecher« ist durch die Arbeiten Leydig's[1]) und Ranke's[2]) bekannt und meine eigenen Untersuchungen ergaben kaum weitere Anhaltspunkte, obschon ich mit Goldchlorid sowie mit Chromsäure und Hämatoxylinfärbung sehr schöne, klare Bilder erhielt. Das ganze Organ ist cylindrisch, der lockere Strang von Nervenfasern tritt meist an dem centralen Ende in dasselbe ein und verläuft ungefähr in der Achse des Organes bis zu dem Vorderende; zuweilen dringt er von der Seite her, in der Mitte oder näher an einem Ende des »Auges«, in dasselbe ein. In diesem Fall theilt sich der Nerv und ein Theil der Fasern wendet sich mit knieförmiger Biegung nach innen, der andere nach aussen zu.

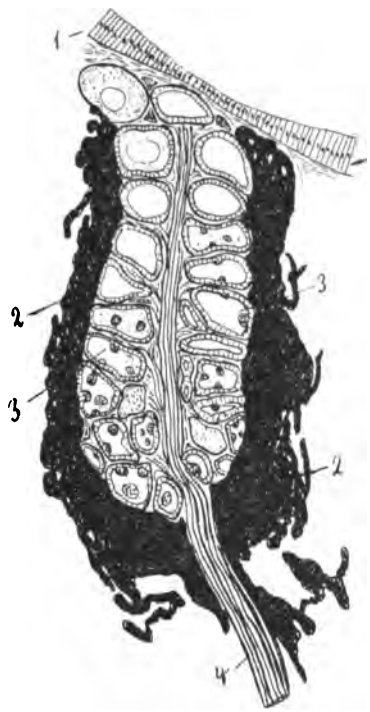


Fig. 22.
Sagittaler Schnitt durch die Mitte eines Auges von *Hirudo medicinalis*. 1 Epithel. 2 Pigmenthülle. 3 Innenkörper. 4 Nervenstrang. Längsachse 0,4 mm.

Das von Ranke beschriebene Ganglion opticum mit seinen Stäbchenzellen konnte ich an dem gehärteten oder mit Goldchlorid behandelten Präparaten, trotz zahlreicher dünner Schnittserien nicht wiederfinden. Nur an je einem meiner Präparate sah ich die Zellgruppe an der Eintrittstelle des Nerven und Gebilde, die sich allenfalls auf das Ganglion opticum beziehen liessen. Jedenfalls war in den meisten Fällen das Nervenbündel bis dicht an die Oeffnung des Auges zu verfolgen und — an den erhärteten Objecten wenigstens — nichts diesem Ganglion Entsprechendes wahrzunehmen.

Die unregelmässig geformten »Innenkörper« des Organes besitzen eine feste, mit Hämatoxylin und Karmin nicht färbbare Wand, welche von feinen Streifen, (Poren?) durchsetzt wird, in denen eine die Farb-

[1]) Leydig, Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1861.

[2]) Ranke, Beiträge zur Lehre von den Uebergangssinnesorganen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1875 Bd. 15.

stoffe annehmende Substanz enthalten ist. Gleichfalls färbt sich die innerste, feinkörnige Schicht der Wand, in welcher man vielleicht nur einen Niederschlag aus der in dem Innenkörper enthaltenen Flüssigkeit zu sehen hat. Diese Poren geben bei schwächerer Vergrösserung dem Querschnitte der Wand ein gestricheltes Ansehen, und bei stärkerer erscheint die Innenseite der Wand wie gekerbt, indem immer zwischen zwei Poren oder Streifen die Substanz der Wandung etwas convex vortritt.

Während die Wand der in dem äusseren Theile des Organes (gegen die Oeffnung zu) liegenden Innenkörper beiderseits eben ist, besitzen die mehr nach innen zu gelegenen Körper mehrere knopf- oder leistenartige Vorsprünge, die verschieden weit in das Lumen des Körperchens hineinragen, und im Gegensatz zu der aus homogener Masse bestehenden Wandung granulirt sind.

Die »Innenkörper« liegen in einem Gerüste von Bindesubstanz, und von dem Hauptstamme sich abzweigende Nervenfasern gelangen, dessen Bahnen folgend, zwischen die Innenkörper.

Die Pigmentschale besteht aus einer grossen Menge einfach spindelförmiger oder verzweigter Zellen, die in der Mitte, wo der Kern liegt, kugelig angeschwollen sind, und dicht an einander liegen. Dadurch entstehen einerseits ihre eigenthümlich verbogenen Formen, während andererseits nur auf Tangentialschnitten die einzelnen Zellen erkannt werden können, auf dünnen Längs- oder Querschnitten hingegen die Pigmenthülle ein einheitliches Aussehen erhält.

Die Pigmentzellen umgeben auch den Nerven schon eine kurze Strecke vor dessen Antritt an das Organ.

Dieses wird dadurch nicht weniger räthselhaft, dass man in dem Vorderende des Körpers unter dem Epithel theils dicht neben einem solchen »Auge«, theils davon weit entfernt häufig »Innenkörper« vereinzelt oder zu kleinen Gruppen vereinigt antrifft, die nicht von Pigment umgeben anscheinend frei in den Geweben liegen.

In anderen Familien der Egel finden sich unzweifelhafte Sehorgane, welche den Augen von *Naïs* ähnlich gebaut sind. Die *Clepsiniden* besitzen 1—4 Paar Augen, welche auf der Oberseite des vorderen Körperendes so stehen, dass sie zum Theil nach vorwärts, zum Theil nach rückwärts gerichtet sind.

Die Augen einer jungen *Clepsine* (wahrscheinlich *complanata*) zeigen theils unregelmässige Kugel-, theils Eiform, und bestehen aus einem halbkugeligen Becher von grossen, in der Peripherie pigmentirten Zellen mit verhältnissmässig kleinem Kern. Halb in diesem Sehbecher, halb ausserhalb desselben liegt eine kugelige »Linse«, aus kleineren,

durchsichtigen und kernhaltigen Zellen zusammengesetzt. Die »Linsenzellen« haben hier wohl weniger die Bedeutung eines lichtbrechenden Körpers, sondern dienen in erster Linie zur Ausfüllung der Höhlung des Augenbechers, so dass sie physiologisch dem Gallertkörper der Mollusken und dem Glaskörper der Wirbelthiere entsprechen würden. Die Pigmentirung der Retinazellen ist an der der Linse zugewandten Seite stärker als an den anderen, so dass jede Zelle ihr Licht nur durch wahrscheinlich sehr kleine pigmentfreie Stellen erhält.

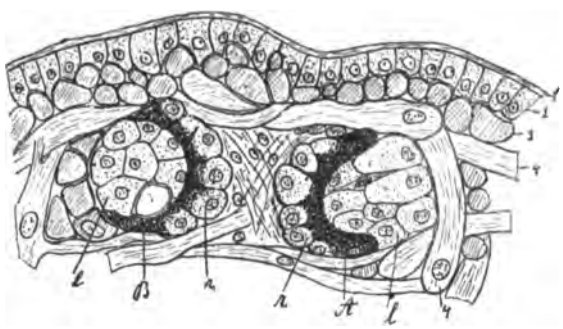


Fig. 23.
Sagittaler Schnitt durch ein Vorderauge (A) und ein Hinterauge (B) einer jungen *Clepsine*. 1 Cuticula. 2 Epithel der Rückenfläche. 3, 4 quer und längs geschnittene Muskelzellen mit Kernen. l Linsenzellen. r Retinazellen. Durchmesser eines Auges 0,054 mm.

Die Augen liegen ziemlich tief unter dem Epithel, in die Muskulatur eingelattet und unmittelbar von dieser umgeben.

Diese Art der Lichtempfindungsorgane scheint bei niederen Thieren eine gewisse Verbreitung zu besitzen. Nicht nur die Augen der *Planarien* zeigen einen ähnlichen Bau, sondern auch bei Ringelwürmern *(Anneliden)* wie *Naïs proboscidea* und in dem x-förmigen Auge der *Crustaceen* (*Copepoden*, *Cyclops*, *Calanella)* finden wir den Typus wieder.

Nach der Abbildung in Leydig's Tafeln zu schliessen, stimmen die Augen von *Nephelis* mit denen von *Clepsine* überein, während die von *Piscicola respirans*, bei welchem Thiere sie nicht nur an dem Kopfende, sondern auch am Schwanzende stehen, etwas einfacher gebaut scheinen.

Chaetopoden.

Oligochaeten.

Augen sind von den Erdwürmern nicht bekannt, dagegen kommen solche bei den im süssen Wasser lebenden *Naïden* vor. Dem Auge dieser Würmchen ward bisher ein sehr einfacher Bau zugeschrieben, es sollte aus einer Epithelzelle bestehen, deren äusserer Theil durchsichtig, der innere pigmentirt sei. Dies ist allerdings nicht richtig, der Irrthum aber durch die Gestalt der Augen bedingt. Dieselben liegen in dem Epithel, zu beiden Seiten des Kopfendes, seitlich und etwas unterhalb (ventral) des oberen Schlundganglions. Jedes besteht

aus einer Anzahl kleiner, kugelförmiger, in der Peripherie blauschwarz pigmentirter Zellen mit kleinem Kerne, welche zusammen die Form einer länglich viereckigen, sehr flachen, senkrecht gestellten Schale bilden, so dass man bei der Ansicht von oben (auf den Rücken des Thieres) nur die Kante, beziehungsweise den optischen Querschnitt derselben sieht. Vor diesen Zellen liegen einige wenige, sehr grosse, klare, stark biconvex gewölbte Zellen (2) mit grossem und hellem runden Kern, welche den dioptrischen Theil des Auges bilden, wenn wir in den pigmentirten Zellen den empfindenden sehen dürfen; ihre Bedeutung ist wohl die gleiche wie die der »Linsenzellen« von *Clepsine*.

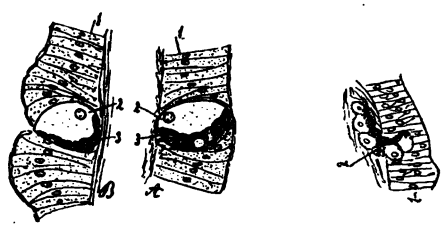


Fig. 24. Fig. 25.

Fig. 24. Rechtes und linkes Auge von *Nais proboscidea*, parallel der Bauchfläche durchschnitten (A etwas schräg getroffen). 1 Epithel. 2 grosse, helle Zelle. 3 pigmentirte kleine Zellen.

Fig. 25. Tangentialer Schnitt durch ein Auge von *Nais proboscidea*, so dass nur die pigmentirten kleinen Zellen (Sehzellen) sichtbar sind. 1 Epithel. 2 Sehzellen. Durchmesser eines Auges 0,021 : 0,035 mm.

Sedentaria.

Die »Augen« der Röhrenwürmer sind, soviel ich weiss, noch nicht genauer untersucht und zeichnen sich häufig durch ihre grosse Anzahl und ihre Lage am Körper aus. Während sie bei einigen Familien paarig am Kopfe sitzen (*Saccocirridae* etc.), stehen sie bei mehreren *Sabella*-Arten (S. Köllikeri, Neapel, *Dasychone*) an den Kiemenfäden, und finden sich bei *Fabricia* ein Paar Augen am letzten Segmente des Körpers. Ein — allerdings freilebender — Wurm aus der Familie der *Opheliadae*, *Polyophthalmus* besitzt nicht nur drei Augen am Kopfe, sondern auch in einer Anzahl von Segmenten paarige Seitenaugen. Eine Species, *Polyophthalmus pictus*, erfuhr jüngst eine eingehende Bearbeitung[1]), doch kann ich mit dem Verfasser in der Deutung seiner Resultate nicht übereinstimmen, da derselbe, Graber's Anschauungen folgend, die Bestandtheile des Arthropoden-Auges bei dem Wurme wiederfinden zu müssen glaubt. — An dem Kopfe zählt man drei Augen, zwei seitwärts schräg nach unten gerichtet, das dritte auf dem Scheitel, sämmtlich dem Gehirn eingelagert. Ihr Bau erinnert sehr an die

[1]) Ed. Meyer, Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus*. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 21.

gleichgelegenen Augen von *Mesostomum*; man kann daran eine halbkugelige Pigmentschale und drei aus dieser zum Theil hervorragende ovale, hyaline Körperchen unterscheiden. Die Seitenaugen liegen beiderseits in der Seitenlinie und zwar vom VII. Segment angefangen bis zum XVIII., in jedem Segmente ein Paar. Ihre Grösse ist verschieden, vier Paar sind nur halb so gross als die übrigen. Sie haben die Form von langgezogenen, hinten abgerundeten, pigmentirten Bechern, an welchen Meyer (von aussen nach innen) Cuticula, Hypodermis, einen kleinen, homogenen, ovalen Körper (Linse), eine Schicht langgestreckter Zellen mit basalstehendem Kern und eine Nervenfaserschicht unterscheidet, welche von einer kernhaltigen Membran umgeben ist. Da Meyer die Zellenschicht als Glaskörper, die Nervenfaserschicht als zellenlose Retina auffasst, verbietet sich mir die Annahme seiner Deutung von selbst. — Ich hatte mich ebenfalls mit diesen Seitenaugen beschäftigt, aber durch Ungunst des Materials keine befriedigenden Präparate erhalten; es scheint mir der Bau dieser Organe ein ziemlich einfacher zu sein, aber erneute Untersuchung an frischen Objecten ist für die Erwerbung einer genaueren Kenntniss nöthig.

Errantia.

Ein Auge, welches den Kopfaugen von *Polyophthalmus* ähnlich ist, hat Greeff[1]) von *Tomopteris* beschrieben. Es ist paarig dem Gehirn eingelagert und besteht aus einem ovalen Körper (Linse) mit hyaliner Rinde und einem feinkörnigen Kern, welcher bei *T. Eschscholtzii* einfach, bei anderen Species *(T. helgolandica, Kefersteini)* doppelt vorhanden ist. An diesen schliesst sich ein Gürtel von schwarzbraunem Pigment, hinter welchem noch die nicht pigmentirten Zellen und Fasern (Retinazellen?) sichtbar sind.

Im Allgemeinen sind die Augen der freilebenden Borstenwürmer höher entwickelt und ihre Zahl schwankt von ein bis zwei Paaren, welche auf der Oberfläche des Kopfes sitzen, zuweilen auch die ganze seitliche Hälfte desselben einnehmen (*Alciopiden*); bei den in zwei Reihen stehenden Augen der *Nereïden* unterscheidet sich das vordere Paar von dem hinteren durch die Art der Innervirung.

Die vier kugelförmigen Augen von *Nereïs cultrifera* stehen an der seitlichen Kante der Kopfoberfläche paarweise hinter einander, die vier Ecken eines Trapezes einnehmend, dessen schmale Seite nach vorne gerichtet ist; dabei liegen ihre Sehaxen so, dass das vordere Paar nach

[1]) R. Greeff, Ueber pelagische Anneliden von der Küste der canarischen Inseln. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 32.

vorne, das hintere nach hinten sieht, und sie ragen mit geringer Wölbung über die Oberfläche des Kopfes hervor.

Die Retina wird aus zwei abwechselnd neben einander stehenden Zellformen gebildet, deren eine ungefähr kegelförmig, die andere flaschen-

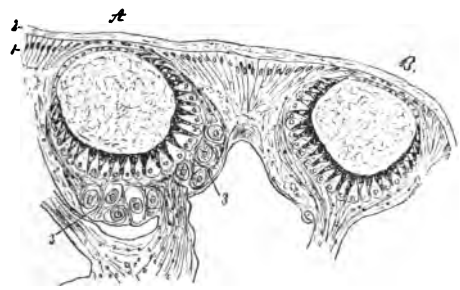


Fig. 26.

Fig. 26 A.

Fig. 26. Sagittaler Längsschnitt durch ein vorderes (A) und ein hinteres Auge (B) von *Nereis cultrifera*. Durchmesser eines Auges 0,19 : 0,21 mm. 1 Hypodermis (Epithel). 2 Cuticula. 3 Ganglion unter dem vorderen Auge.

Fig. 26A. A Seh- und Secretzellen, stärker vergrössert. 1 Sehzelle. 2 Kern derselben. 3 Secretzelle. 4 Kern derselben.

förmig ist, und welche beide nach der Tiefe des Auges hin an Länge zunehmen. Die ersteren Zellen verschmälern sich rasch von dem breiten Ende bis zur Mitte und behalten von da bis zur Basis ziemlich den gleichen Querschnitt. In dem Anfange der zweiten Hälfte liegt ein spindelförmiger, schmaler Kern. Der breitere Theil der Zelle ist mit einem Mantel von blauschwarzem Pigmente umgeben, welches bei den längeren Zellen des inneren Poles bis zum Kerne reicht und diesen noch umfasst, nach dem äusseren Pole (der Cornea) zu allmählich an Mächtigkeit abnimmt und nur noch als schmaler Saum das breite Ende der Zelle umgibt. — Die dazwischen liegenden Zellen sind kolbenförmig, ihr Inhalt färbt sich nicht mit Karmin, und in ihrer verbreiterten Basis findet sich ein kugelförmiger Kern. — Nach dem äusseren Pole zu gehen die Retinazellen in flache Zellen mit kugeligen Kernen über, welche vollkommen durchsichtig und pigmentlos den

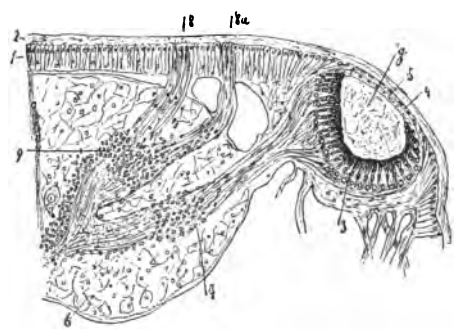


Fig. 27.

Die Hälfte eines Querschnittes durch Gehirn und hinteres Augenpaar von *Nereis cultrifera*. 1 Hypodermis (Epithel). 2 Cuticula. 3 Retina. 4 äussere 5 innere Corneazellen. 6 Gehirn. 7 centrales Ganglion opticum. 8, 8a 2 Stellen der Epidermis (Sinnesorgane), zu welchen aus dem grossen Ganglion 9 zwei dicke Nervenstämme treten. g Gallertkörper.

Augenbecher abschliessen und so eine innere Cornea bilden. Die äussere Cornea besteht aus den Hypodermiszellen, welche rings um das Auge sehr lang, nahezu faserförmig sind (Graber's Stützpolster), sich von allen Seiten gegen das Auge hin neigen und so eine horizontale Lage annehmend als sehr dünnes Plattenepithel über dessen äusseren Pol hinwegziehen. Die dicke Cuticula ist über dem Auge unverändert. — Der Binnenraum des Auges ist von einem faserig und körnig gerinnenden Gallertkörper erfüllt, dessen Aussehen bei verschiedenen Exemplaren wechselt. — In all diesen Punkten stimmt das Auge von Nereïs auffallend mit dem der Gastropoden überein, und wie dort werden hier die pigmentirten Zellen als Sinnes- oder Stäbchenzellen, die flaschenförmigen Zellen als Stütz- oder Secretzelllen zu bezeichnen sein.

Innerhalb des Pigmentrandes und anscheinend in dem breiten Ende der Stäbchenzellen, aber vereinzelt auch im Inneren der Stützzellen, liegen dichte, ovale Häufchen von (nach Färbung mit Pikrokarmin) gelben Körnchen, von der Grösse der blauschwarzen Pigmentkörner. Nach Behandlung der Augen mittels des neuen Grenacher'schen Verfahrens zur Lösung des Pigmentes war das schwarzblaue Pigment blau geworden, das gelbe vollkommen verschwunden. Auf Tangentialschnitten des Auges durch die breiten Enden der Sehzellen sieht man nun deutlich die helle, stäbchenartige Achse jeder Zelle, von einem blauen Pigmentringe umgeben. Graber fand bei *Nereïs Costae* in dem Ende der Retinazellen nach Behandlung mit Kalilauge scharf begrenzte, zapfenartige, pomeranzengelbe Körper; vielleicht sind diese durch die Einwirkung des Reagens aus den Körnchen entstanden.

Das vordere Augenpaar ruht beiderseits auf einem Polster von grossen Ganglienzellen, in welches die Nervenfasern des N. opticus eintreten und von dem aus die Retinazellen innervirt werden. Es besteht also hier ausser dem centralen auch ein peripheres Ganglion opticum, während bei dem hinteren Augenpaar ein solches fehlt und der Nerv direct an die Retina antritt, und es liegt somit allerdings nicht wie bei den Spinnen ein Dimorphismus im Bau der Retina, wohl aber in der Art der Innervirung vor. Graber[1]) fand dieses Ganglion

[1]) Meine Darstellung des Nereïden- und Alciopiden-Auges weicht so sehr von den Angaben Graber's (Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. Archiv f. mikroskopische Anatomie 1880 Bd. 17) darüber ab, dass ich näher auf dieselben eingehen muss. Nach Graber soll jedes Retinaelement (»Retinalschlauch«) aus mehreren Zellen zusammengesetzt sein, deren Kerne er als Kerne der basalen, mittleren und äussersten Pallisadenschicht unterscheidet; nicht immer findet er alle drei Zonen, sondern vermisst die mittlere bei *Nepthys, Polynoe, Nereïs, Hesione.* Um zunächst die Thiere zu besprechen, bei welchen Graber drei Kernreihen angibt, so entspricht bei *Eunice* die mittlere Schicht den

nicht bei *Nereïs Costae*, und ich vermisse es gleichfalls bei einer aus Norderney stammenden, nicht näher bestimmten *Nereïs*. *N. cultrifera* scheint auch in anderer Beziehung ein viel günstigeres Object für die Untersuchung zu sein als *N. Costae*; ich erhielt sie von der zoologischen Station in Neapel gleichwie *Alciope* trefflich conservirt.

Sehr merkwürdig ist der complicirte Bau des Gehirns, welches mehrere, von verschiedenartigen Zellen gebildete Abtheilungen unter-

---

Kernen der pigmentirten Zellen (Stäbchenzellen), die basale (›Ganglienzellenschicht‹) denen der pigmentlosen Stützzellen; die sehr kleinen äussersten Kerne kann ich bis jetzt nicht bestätigen; bei den Gattungen, wo Graber nur die beiden äussersten Zonen erkennt, läge es nahe, sie mit den von mir gezeichneten Formen zu identificiren; dagegen sprächen aber wiederum Form und Lage der Aussenkerne bei *Nephthys*; andererseits ist es auffallend, dass Graber die gerade bei *Nereïs* sehr deutlichen spindelförmigen Kerne übersehen haben könnte. Es mögen da ungünstiges Material und die allein angewandte Kalimethode zusammengewirkt haben. Bei den *Alciopiden* dagegen entspricht die ›basale Kernschicht‹ Graber's den Kernen der Stäbchenzellen. Auch hier wurde Graber vom Missgeschick verfolgt; denn auf seinem — offenbar beim Schneiden zusammengequetschten — Präparate konnte er die ganz klare Zusammensetzung der Cornea aus zwei durch Bindegewebe getrennte Zellschichten und deren Zusammenhang mit den umliegenden Geweben nicht erkennen. Während Graber's Methode ihm so ziemlich leicht wahrnehmbare Dinge verbirgt, zeigt sie ihm anderseits Sachen, die doch wohl noch der Bestätigung bedürfen. Ich meine abgesehen von der zweiten und dritten Kernschicht in der Retina die Glaskörperbildungen. Was *Alciope* betrifft, so kann ich nur die Angaben Greeff's bestätigen. Der Hohlraum des Auges enthält keinerlei zellige Gebilde, auch keine Kerne. Wie bei *Alciope*, so findet Graber auch bei den andern Raubwürmern einen aus kernhaltigen Zellen bestehenden Glaskörper. Ueber die merkwürdige Beschaffenheit desselben bei *Eunice* und *Nephthys* kann ich nicht aus eigener Anschauung urtheilen. Von *Nereïs* dagegen kann ich bestätigen, dass an der Peripherie des faserig und körnig geronnenen Gallertkörpers, in den dadurch entstandenen Maschen Körperchen liegen, welche ich aber nicht als Kerne betrachten kann. Die Structur, die ungleiche Grösse, die unregelmässige Gestalt, das Verhalten Farbstoffen gegenüber — sie färben sich genau so wie die übrige Masse des Gallertkörpers, glänzend gelb mit Pikrokarmin, roth mit Karmin — das alles spricht dagegen; namentlich auch der Umstand, dass sie nicht in jedem Auge sichtbar sind. Ich muss somit daran festhalten, dass verschiedene Kernreihen in der Retina der Würmer, auch verschiedenen, neben einander liegenden Zellen, nicht einem Retinalschlauche angehören, und dass ein mit der Hypodermis im Zusammenhang stehender, beziehungsweise aus ihr entstandener ›Glaskörper‹ analog dem der Insecten bis jetzt bei den Würmern noch nicht nachgewiesen und höchst unwahrscheinlich ist. Ferner ist das Auge der *Nereïden* ebensowenig ein offener, von Hypodermiszellen ausgefüllter Becher, als dasjenige der *Alciopiden*; schiefe Schnitte täuschen zuweilen solche Bilder vor, in der That bildet eine innere Cornea als Fortsetzung der Retina den Abschluss. Sie ist aber häufig schwierig und nicht immer so deutlich zu erkennen, als in meinen Abbildungen angegeben ist, da dünne Schnitte — und solche sind unbedingt nöthig — leicht an dieser Stelle zerreissen.

scheiden lässt, deren vorderste mehrfache Windungen besitzt. Ich beabsichtige in nächster Zeit eingehende Mittheilungen darüber zu machen.

Die Kenntniss des Alciopiden-Auges verdanken wir den schönen Untersuchungen Greeff's[1]). Ich konnte seine Angaben fast durchgängig bestätigen und folge deshalb im Allgemeinen seiner Darstellung unter Beibehalt der bisher von mir gebrauchten Bezeichungen.

Die zwei Augen dieser vollkommen durchsichtigen pelagischen Würmer sitzen kugelig vorspringend zu beiden Seiten des Kopfes und nehmen dieselben vollkommen ein, wobei der äussere Pol des Auges

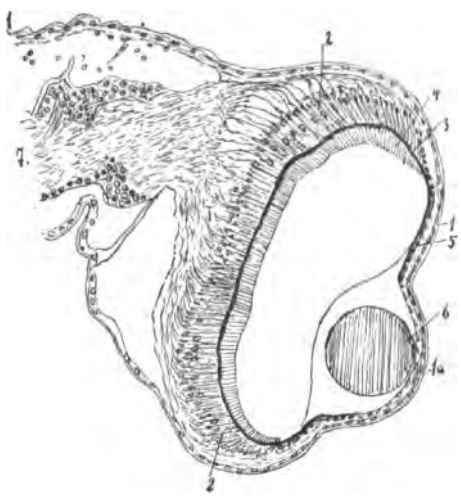


Fig. 28.

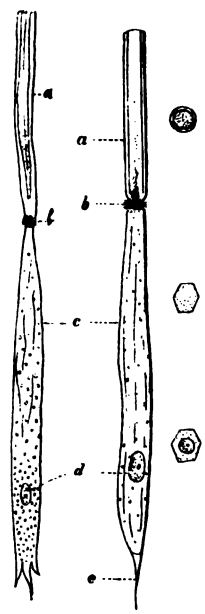


Fig. 29.

Fig. 28. Querschnitt durch Auge und Gehirn einer *Alciopide* (*Callizona Grubei*[2]). 1 Hypodermis (Epithel). 1a Cornea. 2 Retinazellen. 3 Pigmentzone. 4 Stäbchen. 5 Pigmentzellen als Fortsetzung der Retinazellen. 6 Linse. 7 Gehirn und Opticusganglion. Fig. 29. Sehzellen mit Stäbchen von *Nauphanta celox* (links) und *Callizona Grubei* (rechts) mit Querschnitten der letzteren. a Stäbchen. b Pigment. c Zellkörper. d Kern. Durchmesser des Auges 0,5 : 0,54 mm.

noch mit bedeutend stärkerer Krümmung über den Augapfel vorgewölbt ist.

Die äusseren Wandungen des letzteren werden zunächst von der

---

[1]) R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Nova acta Leopoldiana 1876 vol. 39.

[2]) Wenn ich statt eine von Greeff's schönen Abbildungen zu copieren eine Zeichnung nach einem eigenen Präparate abbilde, so geschieht es hauptsächlich, um das Verhältniss des Auges zu dem Gehirn und die Art der Innervirung zu zeigen.

Körperbedeckung, der Hypodermis mit ihrer dünnen Cuticula, gebildet. Die platten Hypodermiszellen und ihre Kerne verflachen sich auch da, wo sie als äussere Cornea über die Mitte des Auges wegziehen, nur um ein Weniges. Darauf folgt (nach innen zu) eine dünne, bindegewebige Hülle, welche als Fortsetzung der Gehirnkapsel den Bulbus umschliesst. Die Retina besteht aus langen Cylinderzellen, deren eines Ende in eine Nervenfaser übergeht, während das andere an seiner Oberfläche ein cylinderförmiges (am Rande der Retina kolbenförmiges) Stäbchen ausgeschieden hat. Das Stäbchen umgibt wie ein Cylindermantel den vorderen, protoplasmatischen Theil der Zelle und ist quergestreift, die kolbenförmigen Stäbchen (und die cylindrischen von *Nauphanta*) bestehen aus zwei getrennten Rinnen. An der Grenze zwischen dem hinteren Theile der Zellen und den Stäbchen findet sich eine schmale scharfbegrenzte Pigmentschicht. — Die bei *Callizona* sehr langen und schmalen Kerne der Retina liegen in dem hinteren Ende der Zellen; ausser diesen Kernen unterscheide ich hier noch an einzelnen Stellen eine zweite, näher am Pigmente stehende Form von kürzeren und dickeren Kernen, während ich an den Zellen selbst keine Verschiedenheit wahrnehmen kann. In der Mitte der Retina, gegenüber der Cornea, sind die Kerne kleiner, fast kugelig. Wie Graber hervorhebt, liegen nur in dieser centralen Partie Stäbchen und Zelle in einer Linie, während sonst erstere nach der Linse hin convergirend einen mehr oder minder starken Winkel mit der Zelle bilden, der übrigens bei *Nauphanta* kaum merkbar ist. Die Retina, in ihrem hinteren Abschnitte ziemlich dick, wird nach vorne und aussen zu allmählich dünner, die Zellen verkürzen sich, die Stäbchen verschwinden und die Sinneszellen gehen zunächst in flache Pigmentzellen mit kugeligen Kernen über (Greeff's Iris). Am Rande des stärker vorgewölbten Theiles verlieren die Zellen das Pigment, ihre Kerne platten sich stark ab und der äusseren Cornea concentrisch bilden sie zugleich die vordere Wandung des Bulbus und die innere Cornea. Zwischen dieser und der Hypodermis liegt ausser der Bindegewebsschicht auch noch eine Ringmuskelschicht (Greeff).

Die Cornea ist auf der Abbildung etwas zu dick gezeichnet um die Schichten besser darstellen zu können.

Ein Sehnerv existirt hier eigentlich nicht; das Ganglion opticum des Gehirns entsendet vielmehr eine grosse Menge isolirter Nervenfasern, welche direct mit den hinteren Enden der Sehzellen in Verbindung treten.

In dem vorderen Theil des Auges liegt der harte Gallertkörper in Gestalt einer kugelförmigen Linse. Der ganze übrige Hohlraum

ist von Flüssigkeit erfüllt, aus welcher sich unter dem Einfluss der Reagentien ein feiner Niederschlag ausscheidet, und zwar hauptsächlich auf einer sehr feinen structurlosen Membram, welche hinter dem Gallertkörper quer durch das Auge gespannt ist, weniger auf der Retina.

Nach nur theilweise vom Pigment befreiten Präparaten von *Nauphanta celox* muss ich Graber wenigstens die Möglichkeit, dass in der Pigmentzone jedem Stäbchen eine Pigmentzelle mit kleinem Kerne zukomme, zugestehen, ebenso wie das Vorhandensein einer über die Stäbchen hervorragenden dünnen Zellkörperschichte, in der aber sicher keine Kerne vorhanden sind *(Nauphanta celox)*. Die Pigmentzellen in Graber's Figur 6 gehören der Randzone zwischen Cornea und Stäbchenzellen an und sind eine Flächenansicht derselben, nicht der Stäbchenschichte.

Cephalopoden[1]).

Die Retina der Cephalopoden enthält die gleichen histologischen Bestandtheile, welche wir in dem Auge der Schnecken kennen gelernt haben, wenn auch zum Theil in anderer Anordnung und Ausbildung, und in ähnlicher Weise wie bei den Gastropoden finden sich hier bei verschiedenen Vertretern des Typus die Augen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. Zu gleicher Zeit erscheint das Cephalopoden-Auge gegenüber dem einfacher gebauten Schneckenauge durch dioptrische und nervöse Hilfsapparate, welche hier zum erstenmale auftreten, als ein zusammengesetztes, höher entwickeltes.

Daraus, dass ich die Cephalopoden von den Gastropoden getrennt behandle, wird mir kaum ein Vorwurf erwachsen; denn wenn wir auch beide Gruppen im System als Molluska zusammenfassen, so liegt doch nichts ferner als der Gedanke, dass sich direct aus dem Schneckenauge das Cephalopoden-Auge entwickelt habe. Im Gegentheil, alles spricht dafür, dass letzteres selbständig in dem Stamme der Cephalopoden entstanden sei.

---

[1]) A. Babuchin, Vergleichend histologische Studien. I. Ueber den Bau der Cephalopoden-Retina. Würzburger Naturwissensch. Zeitschrift 1864 Bd. 5.

V. Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1865 Bd. 15.

V. Hensen, Ueber den Bau des Schneckenauges und die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1866 Bd. 2.

M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1869 Bd. 5.

Tetrabranchiaten.

Am einfachsten ist das Sehorgan des ältesten Vertreters der Cephalopoden gebaut, des Vierkiemers *Nautilus pompilius*[1]). Die Augen sitzen als rundliche, gestielte, vorne abgeplattete Körper jedes zwischen zwei kleinen Tentakeln an der Seite des Kopfes und unter der Kopfkappe. In der Mitte der flachen, dreiseitigen Oberfläche findet sich eine kleine Oeffnung von ungefähr 2,5 mm Durchmesser, welche direct in die Höhlung des Auges hineinführt. Legt man einen Sagittalschnitt durch das Organ, so sieht man, dass es einfach aus einer dickwandigen, in das Bindegewebe des Augenstieles eingesenkten Blase besteht, deren äussere Oberfläche abgeflacht und durchbohrt ist. Das aus hohen Flimmerzellen zusammengesetzte Epithel des Augenstieles geht in der Nähe der Oeffnung in etwas niedrigere pigmentirte Cylinderzellen über, welche einen Cuticularsaum an dem freien Ende besitzen. Diese Zellen treten durch die Oeffnung hindurch und bilden, sich allmählich wieder verlängernd, die vordere, flache Wand der Blase. Die Seiten- und Rückwand derselben ist mit einem aus Stäbchenzellen gebildeten, hohen Sinnesepithel ausgekleidet, in welches die eben erwähnten Epithelzellen continuirlich derart übergehen, dass ihr Cuticularsaum dabei rasch wächst und so die Stäbchen bildet. Die Sinneszellen sind an der Grenze von Stäbchen und Zelle pigmentirt.

Der anfangs ziemlich compacte Nerv theilt sich in eine grosse Anzahl von Aesten, welche die Augenblase umgreifend von allen Seiten an sie herantreten. Ehe die Nervenfasern zu den Sinneszellen treten können, müssen sie eine Schicht von Ganglienzellen durchsetzen, welche unter den Stäbchenzellen liegt und von diesen durch eine feine Membram getrennt ist. Die Retina besteht also hier scheinbar aus zwei Schichten, deren innere, von den Stäbchenzellen gebildete, jedoch allein der Retina der Gastropoden entspricht.

Die Oeffnung des Auges ist so gross, dass bei dem Mangel einer Ringsmuskulatur (Sphinkters) ein deutliches Bild nicht zu Stande kommen kann.

Die höherstehenden **diabranchiaten** Cephalopoden besitzen sehr entwickelte, mit vielen Hilfsapparaten versehene Augen, welche besonders bei *Octopus, Sepia, Loligo* näher untersucht sind; zu beiden Seiten des Kopfes hinter den Tentakeln sitzend ragen sie meist gewölbt über die Körperoberfläche hervor.

Das Auge, im Grossen und Ganzen von kugeliger Gestalt, ist mit Ausnahme seiner vorderen Fläche von einer Knorpelkapsel umgeben,

[1]) Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden.

welche an den Seitentheilen am dicksten ist, nach hinten zu dünner wird oder in eine bindegewebige Haut ohne Knorpelzellen übergeht.

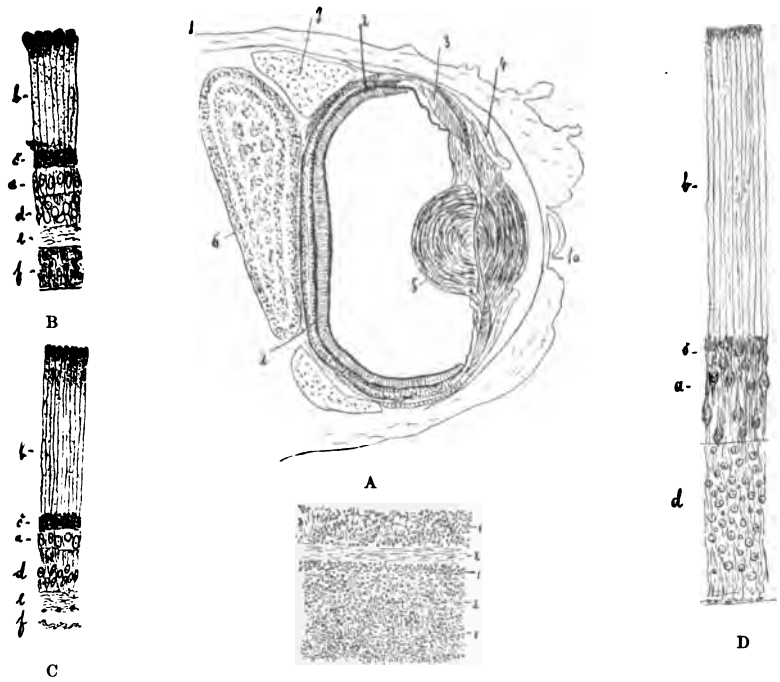


Fig. 30.

A Querschnitt durch das Auge eines jungen *Octopus vulgaris*. Wenig vergrössert. Durchmesser 2,5 : 3 mm. 1 Epithel. 1a Cornea. 2 Retina. 3 Corpus epitheliale. 4 Iris. 5 Linse. 6 Ganglion opticum. 7 weisser Körper.

Senkrechte Schnitte durch den Rand (B) und die Mitte (C) der Retina von *Octopus vulgaris* juv. und (D) durch die Retina von *Sepiola Rondoletii*. a Zellkörper der Sehzellen mit dem Kern. b Stäbchen. c Pigmentzone. d Ganglienschicht. e Nervenfasern. f Sclera.

E Theil eines Schnittes durch das Ganglion (A6), stärker vergrössert. 1 Kerne der Rindenschicht. 2 längs oder quergeschnittene Fasern (Marksubstanz).

Dieser hintere Theil der Kapsel wird von den in das Auge eintretenden Nervenfasern siebartig durchbohrt.

An dünnen Stellen und bei jüngeren Thieren wird die Knorpelschale von einer einzigen Lage von Zellen gebildet, welche mit ihrer Längsachse senkrecht zu der Fläche des Knorpels stehen.

Die vordere Wandung der Augenkapsel wird von Bindegewebe und Muskelfasern zusammengesetzt (Langer'scher Muskel). Dieser erstreckt sich von dem Knorpel nach aussen zu bis an das *Corpus epitheliale*, welches, aus zwei Schichten bestehend, die Linse trägt, und setzt sich daran an. Vor der Linse liegt eine platte, in der Mitte durchbohrte Scheibe, die Iris.

Die bis jetzt erwähnten Theile bilden die Wandungen einer Kugelschale, deren innere, hintere Fläche von der Retina ausgekleidet wird, die sich über den Hintergrund des Augenbulbus ausbreitet und nach vorne bis gegen das Corpus epitheliale hin erstreckt. Sie besteht aus Stäbchenzellen, welche meist zwei Pigmentlagen besitzen, eine an der Grenze von Zelle und Stäbchen und eine zweite an dem freien Ende der letzteren; längs der Stäbchen zieht sich eine ganz dünne Pigmentschicht hin, so dass bei schwächeren Vergrösserungen auf dicken Schnitten die ganze Stäbchenschicht dunkel pigmentirt erscheint. Die Zellen unterscheiden sich sehr in Bezug auf ihre Länge und die Lage ihrer Kerne. Während sie bei *Octopus* kurz sind und ihre Kerne nahe dem Anfange der Stäbchen liegen, sind sie bei *Loligo* länger und die Kerne stehen hier an dem basalen Ende der Zellen. Die Retinaelemente einer *Sepiola Rondoletii* sind bedeutend grösser als die eines gleichgrossen *Octopus*, die Zellen selbst spindelförmig, so dass die ovalen Kerne nicht wie dort in einer Reihe, sondern auf verschiedener Höhe stehen. Das Pigment, über die ganze Oberfläche der Zelle in dünner Schicht verbreitet, bildet hier einen breiten, nicht scharf begrenzten Streifen.

An den Stäbchen[1]) kann man eine Rinden- und eine Achsenschicht unterscheiden, ihr freies Ende ist einfach abgerundet, bei den am Rande der Retina stehenden kolbig aufgetrieben. Die Achsenschicht ist eine Fortsetzung der Zelle und führt Pigmentkörner, die hyaline Rindenschicht zeigt bei starker Vergrösserung eine feine Querstreifung entsprechend der Zusammensetzung aus stark lichtbrechenden Plättchen, die durch eine weniger brechende Zwischensubstanz verkittet sind. Nach dem Tode quillt letztere und die Erscheinung wird dadurch deutlicher.

Auf dem Querschnitt sind die Stäbchen theils rund, theils oval oder kantig, ihr Lumen mit der Achsensubstanz (Protoplasma und Pigment) hat ungefähr die Gestalt eines schmalen Rechteckes. Die Innenfläche der Retina wird von einer homogenen Membran ausgekleidet.

Nach aussen von den Sinneszellen, und durch eine feine Membran[2]) von ihnen getrennt, liegt eine verschieden mächtige Schicht von Kernen, deren Zellen auf Schnitten meist keine scharfen Umrisse zeigen. Bei

---

[1]) Max Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden Archiv f. mikrosk. Anatomie 1869 Bd. 5.

[2]) Ich gebrauche diesen Ausdruck, um das optische Verhalten auf den Schnitten, wie es auch von allen früheren Bearbeitern dieses Stoffes beschrieben wurde, zu bezeichnen; denn obwohl man nicht nur eine ganz scharfe Grenzlinie wahrnimmt, sondern auch bei Zerreissungen die Retina sich dieser Linie entsprechend von der äusseren Zellschicht trennt, ist es nicht gelungen, eine wirkliche Membran daselbst nachzuweisen.

Octopus ist diese Lage nicht besonders dick, eine bedeutendere Mächtigkeit erreicht sie bei *Sepiola Rondoletii*. Was ist diese Schicht? und muss man ihretwegen die Cephalopoden-Retina als eine zusammengesetzte betrachten? Ich glaube nicht.

Dadurch, dass das Auge von einer festen Hülle umgeben ist, innerhalb deren sich die Nervenfasern ausbreiten, und dass zwischen diesen und den Sinneszellen eine dicke Zellenschicht eingelagert ist, erhält man allerdings den Eindruck einer mehrschichtigen Retina im Gegensatze zu der einfachen Retina der Schnecken und Würmer. Zerlegt man aber die »zusammengesetzte« Retina der Cephalopoden in ihre Bestandtheile, so ergibt sich, dass die Lage der Sinneszellen hier wie dort eine einschichtige ist, ja dass sie von den aufliegenden Zellen scharf getrennt ist. Als was sind diese aber zu betrachten, wenn sie nicht zur Retina gehören? Ich glaube diese Frage durch folgende Vergleichung beantworten zu können. Bei vielen Gastropoden, bei Heteropoden, bei einzelnen Würmern findet sich dicht am Auge ein compactes *(Helix)* oder auch in kleinere Ganglien aufgelöstes *(Haliotis, Trochus)* Ganglion, durch welches die Fasern des Sehnerven durchtreten, um sich dann an die Sehzellen anzusetzen; ich nannte es deshalb peripheres Ganglion opticum im Gegensatze zu dem Gehirnganglion des N. opticus. Kürzer und ebenso bezeichnend würde auch der Name Retinaganglion sein. In all diesen Fällen ist die Gestalt dieses Ganglions von äusseren Momenten nicht beeinflusst. Anders wird es sein, wenn eine feste Hülle Auge und Ganglion umschliesst. Dann wird seine Form durch die Lage zwischen zwei Kugelschalen — der Retina und der Augenkapsel — bedingt werden und es ist deshalb die Annahme nicht zu gewagt, dass die »Zellenschicht«, durch welche die Nervenfasern zu den Sehzellen treten, ein flächenhaft ausgebreitetes Ganglion sei, homolog dem Retinaganglion der Gastropoden. Ich betrachte die »Zellenschicht« des Cephalopoden-Auges, die Ganglienschicht des Wirbelthierauges sowie das Retinaganglion der Gastropoden und Würmer als einander entsprechende Bildungen, welche alle als Ganglien aufzufassen sind. Diese peripheren Ganglien können mit der Retina von einer gemeinsamen Hülle umschlossen sein oder nicht, und in Folge dessen flächenhaft ausgebreitet sich ihr anschmiegen oder selbständig vor derselben liegen. Vorgreifend will ich noch erwähnen, dass dieses periphere Ganglion allen Thierklassen zukommt, sogar den Crustaceen und Insecten[1]).

---

[1]) Grenacher hat bei der Entwicklung des Cephalopoden-Auges die Abspaltung einer Platte des Ganglion opticum beobachtet, aus welcher er nur die Nervenschicht

Zwischen den Ganglienzellen und der Knorpelkapsel verlaufen die Nervenfasern, welche man auch als »Nervenschicht« bezeichnete, vermischt mit Bindegewebsfasern, welche von der Hülle des Bulbus bis zur Retina sich erstreckend als »Balkennetz« unterschieden wurden.

Während die Ganglienschicht am Rande der Retina endigt, gehen die Stäbchenzellen daselbst in einfache Pigmentzellen (Pigmentepithel) über, welche die innere Fläche des Corpus epitheliale überkleiden und sich bis zum Rande der Linse hinziehen. Bei *Loligo* besitzen diese Zellen einen ziemlich hohen, unpigmentirten Saum, während sie bei *Octopus* flach sind.

Von den übrigen hier neu auftretenden Theilen des Auges ist der wichtigste wohl die Linse, welche vielleicht als dem Gallertkörper der Schnecken homolog betrachtet werden kann. Sie besteht aus zwei durch eine Membran getrennten, oder, wenn man so will, verbundenen Theilen; der äussere ist an der freien Oberfläche ziemlich stark, an der inneren sehr wenig convex, der innere an seiner Vorderfläche, der Rückseite des äusseren Theiles entsprechend, schwach concav und springt in die Bulbushöhle kugelig vor. Beide Linsen bestehen aus feinen, homogenen Lamellen, die zwiebelartig über einander gelagert und unter einander verkittet sind; diese Lamellen setzen sich seitswärts fort bis zu dem Corpus epitheliale und der Unterseite der Iris, ihren Bildungsstätten.

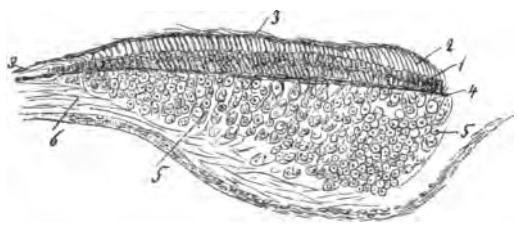


Fig. 31.
Senkrechter Schnitt durch das Corpus epitheliale von *Sepiola Rondoletii*. 1 Zellen des äusseren Theiles. 2 Secretfäden, sich zu einer Cuticular- (Linsen-) Lamelle 3 vereinigend. 4 Basalmembran. 5 Zellen, 6 Secretbänder- (fäden) des inneren Theiles.

Das *Corpus epitheliale*[1]), welches die Linse ringförmig umgibt und trägt, zerfällt in zwei ungleich grosse Abtheilungen, eine dickere innere und eine schmale äussere, die durch eine sehr dünne Bindegewebs-

---

hervorgehen lässt. Mir scheint kein Grund gegen die Annahme vorzuliegen, dass diese Platte das periphere Ganglion opticum, Nervenfasern und Zellen, bilde.

[1]) Von Hensen so genannt wegen des epithelartigen Aussehens der äusseren Schicht. Hoffmann's Angabe, dass die Zellen dieses Körpers Ganglien- oder Sinneszellen mit nach innen zu als Nervenfasern verlaufenden Fortsätzen seien, kann ich nicht bestätigen.

Hoffmann, Ueber die Pars ciliaris Retinae und das Corpus epitheliale lentis des Cephalopodenauges. Ueber die Stäbchen in der Retina des Nautilus. Niederl. Archiv f. Zoologie 1872 Bd. 1.

schichte getrennt sind. Jede derselben besteht aus grossen Zellen, deren Anzahl und Lagerung in beiden Theilen verschieden sind.

Die Zellen der äusseren Schicht bilden eine einfache Lage von schmalen Cylinderzellen, welche am inneren Rande am kleinsten, an Länge zunehmen je weiter sie von der Linse entfernt sind. Sie stehen nicht vollkommen senkrecht auf ihrer Grundfläche, sondern etwas nach der Linse hingeneigt und erscheinen auf einem Querschnitte des Auges wie eine Reihe von Palissaden. Die Zellen, welche die innere Schicht des Epithelialkörpers zusammensetzen, sind bedeutend grösser als die der äusseren Schichte; ihre Stellung zur Grundebene ist schief, derart, dass sie bei Schnitten, welche die äusseren Zellen ihrer ganzen Länge nach treffen, immer mehr oder weniger schräg angeschnitten werden.

Von dem freien Rande der Zellen des Epithelialkörpers, sowie von denen, welche die Unterseite der Iris bekleiden, gehen Cuticularfasern (Secretfäden) aus, welche mit einander verschmelzend die Lamellen der Linse bilden.

Die Iris ist bei *Octopus* nur schwach, stärker bei *Sepia* entwickelt; in ihr liegen unter dem Epithel eine äussere und innere Schicht von irisirenden Blättchen, die *Argentea externa*, welche sich noch weiter gegen den hinteren Pol des Auges erstreckt, und die *A. interna*, sowie ein schmaler, knorpeliger Ring. In der Unterseite, welche pigmentirt ist, befindet sich ein flacher Ringmuskel. — Die Iris der Cephalopoden wird somit die Aufgabe haben, die störenden Randstrahlen abzuhalten und vielleicht auch die in das Auge fallende Lichtmenge zu reguliren.

Die Cornea wird durch das Integument gebildet, indem die Muskeln und Pigmentzellen, welche unter der Haut liegen, an dieser Stelle fehlen, so dass nur eine dünne Lage von Bindegewebe, aussen von dem etwas abgeflachten Epithel überzogen, innen von einem Plattenepithel ausgekleidet, vorhanden ist. Bei einer Anzahl von *Decapoden (Oegopsiden*, wie *Loligopsis*, *Ommastrephes)* ist die Cornea in der Mitte durchbohrt, so dass durch die oft ziemlich grosse Oeffnung die vordere Augenkammer mit Wasser gefüllt wird und die Linse zum Theil über die Cornea hervorragen kann. Bei den achtfüssigen Cephalopoden steht um die Cornea herum ein ringförmiger, muskulöser Wulst, der durch seine Contractionen das Auge schliessen und vollkommen verdecken kann, eine Art Augenlid.

Bei den dibranchiaten Cephalopoden liegt unmittelbar hinter dem Auge das Gehirnganglion des N. opticus, welches den grössten Theil des Gehirnes ausmacht; es besteht aus einer, fast nur aus Zellkernen zusammengesetzten, Rindensubstanz und einer ganz durchsichtigen,

für Farbstoffe nicht empfänglichen Marksubstanz. Die Rindenschicht ist so stark entwickelt, dass ihre Falten das Ganglion vollkommen durchsetzen (Fig. 28 *E.*). — Ein eigentlicher Nerv ist nicht vorhanden, sondern die Nervenfasern treten isolirt aus der äusseren Fläche des Ganglions heraus, durchbohren die Rückwand der Augenkapsel und breiten sich zwischen dieser und dem Retinaganglion als Nervenschicht aus.

Bei *Nautilus* dagegen findet sich ein langer N. opticus, welcher das kleine Gehirnganglion mit dem Auge verbindet.

In der Furche, welche zwischen der Knorpelkapsel und dem Ganglion frei bleibt, liegt ein weisser Körper, welcher aber wahrscheinlich nicht zu den Bestandtheilen des Auges zu rechnen ist. Er besteht aus einer ungemein grossen Anzahl kleiner, dicht zusammengehäufter Zellen mit Kernen, welche in Bezug auf Gestalt und Färbvermögen genau mit denen des Gehirnganglions übereinstimmen, und zeigt auf dem Querschnitt unter den bekannten Geweben wohl die meiste Aehnlichkeit mit Lymphdrüsen. —

Die vorstehende Darstellung der Retina des Cephalopoden-Auges erleidet in verschiedenen Punkten Einschränkungen und Aenderungen durch eine neue Abhandlung Grenacher's[1]), von der ich durch die Güte des Autors noch vor ihrem Erscheinen Kenntniss erhielt. Die darin enthaltenen Angaben habe ich nur deshalb nicht einfach an Stelle der meinigen gesetzt, weil sie sich in einem Punkte nicht mit den Anschauungen deckten, welche ich durch die Untersuchung einiger, von Grenacher leider nicht berücksichtigter Species *(Loligo vulgaris* und *Sepiola Rondoletii)* gewonnen hatte und mir zur nochmaligen Bearbeitung dieser Arten Zeit und frisches Material mangelten.

Während ich mit meinen Vorgängern die innerste Reihe von Kernen als die der Retinazellen ansah und die »Zellenschicht« Hensen's als eine nicht zur Retina im eigentlichen Sinn gehörige Ganglienschichte auffasste, sind nach Grenacher die Zellen der letzteren die Zellkörper der Stäbchenzellen und die innere Kernreihe gehört Zellen an, deren Aufgabe die Abscheidung der Membrana limitans ist — Limitanszellen.

Die Limitans, welche die Retina bekanntlich auf der concaven Seite überzieht, endigt an ihrem Rande, das heisst, sie entspringt und wird abgesondert von den dort befindlichen cylindrischen Zellen *(Lim Z^{II})*, die einerseits

---

[1]) Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle 1884 Bd. 16.

nach aussen zu in die Zellen des Pigmentepithels (*PE*) übergehen, andererseits sich in die Retina hinein fortsetzen und die Reihe der Limitanszellen (*Lim*^{I}, *Lz*^{I}) bilden, deren Kerne bisher als die der Stäb-

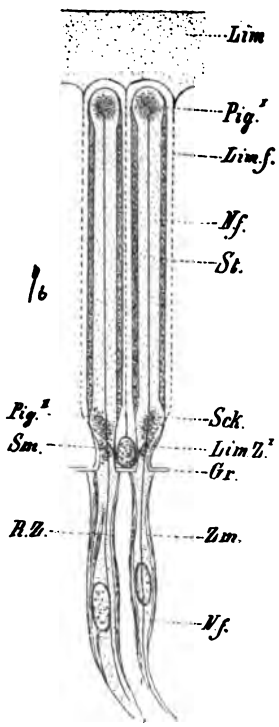


Fig. 32.

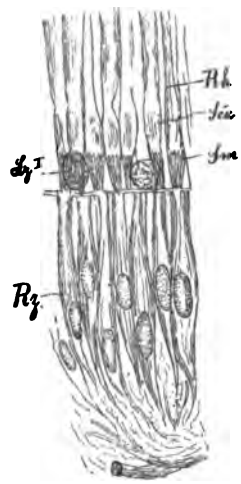


Fig. 34.

Fig. 35.

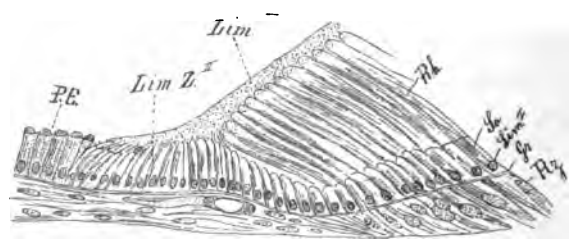


Fig. 33.

Retina der Cephalopoden nach Grenacher.

Fig. 32. Schema der Retina- und Limitanszellen. Gr Grenzmembran. Lim Limitansschichte. LimZ^I Limitanszelle. Lim.f Secretfaden der Limitanszelle. Nf Nervenfaser. Pig^I, Pig^{II} Pigment. Rz Retinazellen. Sck Sockel. Sm Sockelmembran. St Stäbchen. Zm Membran der Retinazelle.

Fig. 33. Randpartie der Retina von *Eledone moschata*. PE Pigmentepithel. Rh Rhabdome. So Sockel. Lim Z^{II} Randbildungszellen der Limitans.

Fig. 34. Aeusserer Theil der Retina von *Sepia*. Rh Basalende der Rhabdome. Lz^I Limitanszellen.

Fig. 35. Querschnitt von besonders regelmässigen Rhabdomen von *Octopus*.

chenzellen betrachtet wurden. Von jeder Limitanszelle in der Retina gehen mehrere feine Secretfäden aus, welche zwischen den Stäbchen nach aussen gelangend sich mit der Membrana limitans vereinigen und so zu deren Bildung beitragen (Fig. 32).

An den Sehzellen sind zunächst der innere Theil mit dem Stäbchen und der äussere, von dem kernhaltigen Ende der Zelle gebildete Abschnitt zu unterscheiden; die Grenze beider Theile wird

durch die Grenzmembran bezeichnet. Von dem centralen bis zu dem peripheren Ende wird die ganze Stäbchenzelle von einer Nervenfaser durchzogen.

Der ausserhalb der Grenzmembran gelegene Theil der Zelle wird von einem cuticularen, durchsichtigen Mantel (*Zm*) überzogen, und eine ähnliche Umhüllung besitzt der von der Grenzmembran nach innen zu gerichtete, verschmälerte Theil der Zelle (der Sockel) auf eine kurze Strecke, die Sockelmembran (*Sm*). Abgesehen von dem Sockel ist der innere Theil der Sehzelle auf seine ganze Länge von dem Stäbchen bedeckt, welches in jeder Zelle durch zwei aussen convexe, rinnenförmige, einander gegenüberliegende Rhabdomere (Stäbchen) gebildet wird. Die sich berührenden Rhabdomere von drei bis fünf, meist vier benachbarten Zellen verschmelzen zu einem Rhabdome, so dass jede Zelle durch ihre zwei Rhabdomere an zwei Rhabdomen zugleich Antheil hat (Fig. 35, in welcher der Zellkörper dunkel, die Rhabdome heller gehalten sind). Der abgebildete Querschnitt gehört zu den einfachsten; häufig entstehen durch die Verschmelzung der Rhabdome unter einander viel complicirtere, auf weitere Strecken zusammenhängende Rhabdombildungen von sehr unregelmässiger Form.

Mit der Annahme des von Grenacher beschriebenen Baues der Cephalopoden-Retina kann die Zellschicht natürlich nicht mehr als Ganglion betrachtet und dem entsprechend auch nicht mit dem peripheren Ganglion opticum der Gastropoden verglichen werden; ein solches würde dann hier fehlen, und dem entsprechend meine obige Darstellung zu berichtigen sein.

Auch bei den Cephalopoden[1]) finden sich bei niederen, beziehungsweise älteren Formen — den Vierkiemern — Bildungen des Sehorganes, welche bei den Zweikiemern als frühe Stadien der embryonalen Entwicklung wiederholt werden. Die Entwicklung des Tetrabranchiaten-Auges ist noch unbekannt; bei den Dibranchiaten besteht die erste Anlage des Auges in einer Verdickung des Blastoderms, welche nach aussen zu concav, nach innen convex ist, und aus welcher der Boden der primitiven Augenblase hervorgeht (Tafel I B1 links). Dann erheben sich die Ränder, schärfer hervortretend, und es entstehen so flache Gruben, von elliptischem Umrisse. Der Rand der Grube verengt sich mehr und mehr, bis schliesslich eine Blase gebildet ist (B1 rechts), welche

[1]) H. Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1874 Bd. 24.

E. Ray Lankester, Observations on the developement of the Cephalopoda. Quart. Journal of Microscopical Science 1875 Vol. XV.

Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Moskau 1877.

durch einen kurzen, hohlen Hals mit dem Ectoderm zusammenhängt. Diesem Stadium entspricht die Form des Nautilus-Auges. Gleichzeitig treten die Augenblasen über die Körperoberfläche hervor, gedrängt von dem sich darunter entwickelnden Ganglion opticum. Die Oeffnung schliesst sich jetzt, und das Ectoderm zieht glatt über die unter ihm liegende abgeschnürte Blase hinweg. Der Boden derselben hat inzwischen bedeutend an Dicke zugenommen, so dass er einer biconvexen Linse gleicht, der äussere Theil der Blasenwand ist gleichmässig dünn (B2.).

In den inneren Zellenden der verdickten Wand entwickelt sich Pigment. Das Lumen der Blase erweitert sich, indem der bisher biconvexe Theil der verdickten Wandung (der künftigen Retina) sich trichterförmig in der Mitte einsenkt (B3). Durch eine ringförmige Wucherung der Epidermiszellen entsteht ein Wulst über dem äusseren Theile der Augenblase, in dessen Mitte eine sanduhrförmige Höhlung bleibt, welche nahezu bis auf dieselbe hinabreicht. Die untere Erweiterung dieser Höhlung, der »Linsengrube« Kölliker's, breitet sich über einen grossen Theil der Vorderwand der Augenblase aus und wird von einem deutlichen Epithel ausgekleidet, während die äussere Oeffnung sich nicht entsprechend erweitert, so dass eine kreisförmige Tasche entsteht. Während dieser Vorgänge wächst von der äusseren Blasenwand aus, gerade mitten unter der Linsengrube, ein kleines, hyalines Stäbchen in das Lumen des Auges hinein, die erste Anlage der Linse, welche bald grösser und mehr eiförmig, später kugelförmig wird. Nur der Theil, mit welchem sie an den absondernden Zellen festsitzt, erscheint abgestumpft. Nun tritt auch die Linsengrube in Thätigkeit, indem auf ihrem Boden der äussere Theil der Linse abgesondert und dann durch Vereinigung beider Theile die Gestalt der fertigen Linse erzielt wird. Dadurch, dass zwischen beiden Theilen ursprünglich zwei Epithelschichten sich befanden, welche nicht vollkommen verschwinden, sondern als zarte Membranen bestehen bleiben, wird einerseits die Vereinigung der beiden Stücke nicht zu einer Verschmelzung, sondern die Zweitheiligkeit der Linse bleibt immer nachweisbar. Andererseits wird dadurch die Verbindung der Linse mit den beiden Lamellen erhalten, aus welchen sie abstammt, nämlich der vorderen Wand der äusseren Augenblase, und dem von dem Epithel gebildeten Boden der kreisförmigen Tasche, welche Theile sich zu dem inneren und äusseren Corpus epitheliale ausbilden, die Linse tragen und durch Absonderung neuer Lamellen die Vergrösserung derselben bewirken.

Die Ringfalte der oben erwähnten Epithelwucherung wird später zur Iris, während eine neue Falte, welche an dem Umfange des Auges

auftritt, eine neue Kammer an der Aussenseite desselben bildet; die Ränder der Falte verwachsen entweder und bilden dann eine Cornea, oder schliessen sich — wie bei den meisten Cephalopoden — nicht vollständig, so dass eine Oeffnung bleibt, durch welche die Kammer nach aussen geöffnet ist.

Die Retina, anfangs dick und von zahlreichen Lagen ovaler Zellen gebildet, zerfällt dann in eine dicke vordere und dünne hintere Schicht; aus ersterer wachsen die Stäbchen (Rhabdome) hervor.

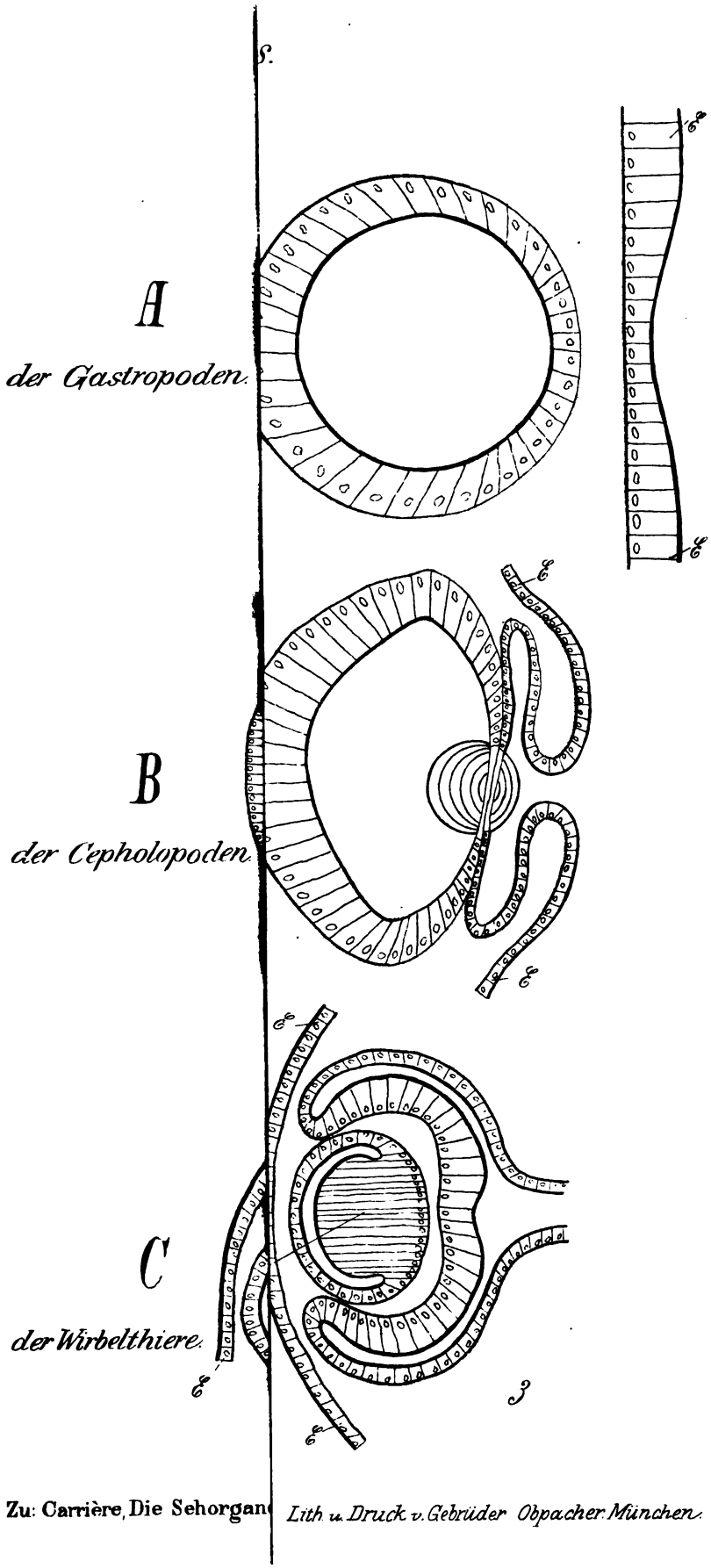
Tafel-Erklärung.

Schema der Entwicklung des Auges *A* der Gastropoden, *B* der Cephalopoden, *C* der Wirbelthiere; die Zeichnungen stellen senkrechte Schnitte durch auf einander folgende Altersstadien vor, und sind alle in gleicher Weise orientirt. Dasjenige Ende der Zellen, dessen Basis durch den schwarzen Strich gebildet ist und in welchem der Kern liegt, ist das nach innen, gegen den Körper zu gerichtete (proximale oder basale), der farbige Umriss kennzeichnet das ursprünglich nach aussen sehende, distale Ende der Zellen. Der braune Saum bezeichnet noch unveränderte Ectodermzellen, der blaue das Stäbchenende der zu Sehzellen umgebildeten Zellen und der gelbe diejenigen Zellen der Einstülpung, welche nicht zu Sinneszellen werden, sondern bei Gastropoden das durchsichtige Epithel der inneren Cornea, bei Cephalopoden und Wirbelthieren das Pigmentepithel bilden. *E* Epithel der Körperoberfläche. *L* Anlage der Linse.

A. 1 Beginn der Einstülpung. 2 Augenblase nahe der Abschnürung. 3 Augenblase geschlossen und von dem Epithel abgeschnürt, das Auge damit in der äusseren Gestalt vollendet.

B. 1 links Beginn der Einstülpung und rechts Augenblase nahe der Abschnürung. 2 Augenblase geschlossen und abgeschnürt, das Auge noch unfertig. 3 folgendes Entwicklungsstadium mit Anlage der Linse und Iris.

C. 1a, b die beiden Augenblasen bald nach der Einstülpung. 2 Augenblase, durch die von der Körperoberfläche her sich einsenkende Linsenanlage an ihrem hinteren Pole eingedrückt. 3 die in einen doppelwandigen Becher verwandelte Blase; in der Höhlung des Bechers liegt die Linse. Die in 2 und 3 abgebildeten Stadien beziehen sich auf die Augenblase der linken Seite, *a* in 1.



Zu: Carrière, Die Sehorgan

Lith u. Druck v. Gebrüder Obpacher München.

IV. Wirbelthiere[1]).

Der Unterschied zwischen den Sehorganen der Wirbelthiere und der Mollusken scheint abgesehen von den dioptrischen Hilfsapparaten hauptsächlich in zwei Punkten zu bestehen — in der gerade entgegengesetzten Lage der Sinneszellen und der zusammengesetzten Retina. In Bezug auf letztere habe ich schon bei den Cephalopoden darauf aufmerksam gemacht, dass die Schicht der Sinneszellen in der That eine einfache ist, aber durch flächenhafte Ausbreitung und Anlagerung eines auch bei niederen Wirbellosen vorhandenen Ganglion der Anschein einer zusammengesetzten Retina hervorgerufen werde. Ist es nun auch durch neuere Untersuchungen wahrscheinlich, dass die scheinbare Schichtung der Cephalopodenretina auf einer Differenzirung innerhalb derselben beruht, und nicht auf der Anlagerung eines Ganglion, so gilt doch das dort Gesagte vollkommen auch noch für die Retina der Wirbelthiere. Ueber einer einfachen Lage von Sinneszellen ist hier der cerebrale Theil der Retina ausgebreitet, ein bald mehr, bald weniger zusammengesetzter ganglionärer Apparat, welcher dem peripheren Ganglion opticum oder Retinaganglion der wirbellosen Thieren entspricht — ich würde sagen homolog ist, wenn man von Homologien zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren sprechen dürfte.

Schwieriger scheint die Erklärung der umgekehrten Lage der Sinneszellen. Hier gibt aber die Entwicklungsgeschichte genügenden Aufschluss, und zeigt, dass einfach die weitere Entwicklung eines Stadiums, auf welchem das Auge der Wirbellosen stehen bleibt, Ursache dieser Erscheinung ist.

Bei den Mollusken und Würmern sind die Endigungen der Zellen, welche das Licht percipiren, diesem zugewandt. Das ist in der Ent-

---

[1]) Soemmering, De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali commentatio. Goettingae 1818.

Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1848.

R. Leuckart, Organologie des Auges. Vergleichende Anatomie. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graeffe und Saemisch. Leipzig 1876.

L. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1882.

R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1882.

G. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883.

Waldeyer, Cornée et Sclerotique. Traité complet d'Ophthalmologie par Wecker et Landolt. Paris 1883.

H. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. t. XII Paris 1876—77.

wicklung des Organes begründet und für alle Sehwerkzeuge, welche von dem oberen Schlundganglion, bezüglich von dem Gehirn aus innervirt werden und am Kopfe liegen, die Regel[1]).

Bei den Wirbelthieren dagegen sind die Stäbchen vom Licht abgewandt, so dass dieses erst den Körper der Zelle durchdringen muss, um an dieselben zu gelangen. Dies beruht ebenfalls auf Vorgängen, welche der Entwicklung des Wirbelthier-Auges eigenthümlich sind. Bei den Mollusken schnürt sich bekanntlich eine Einstülpung der Ectodermzellen als Augenblase ab, die Zellen dieser Blase wandeln sich unmittelbar in Sinneszellen um, und das Auge tritt gleich an der Stelle, an welcher es enstanden ist, in Thätigkeit. Die Folge davon ist natürlich, dass die Stäbchenenden dieser Zellen dem Lichte zugewandt sind (Vgl. die Tafel, A und B). Bei den Wirbelthieren ist der erste Entwicklungsvorgang ein ganz ähnlicher. Nur schnürt sich das Auge nicht unmittelbar an seinem definitiven Platze von dem Ectoderm ab, sondern es entsteht zunächst eine Einsenkung desselben in der Medianlinie des Embryo[2]). Während diese noch offen ist, stülpen sich aus der Wandung dieser Einsenkung (der späteren Gehirnblase), die mit dem Ectoderm direct zusammenhängt, beiderseits die Augenblasen in das darunter liegende Gewebe ein (Tafel, C 1). Soweit stimmt der Vorgang ganz mit dem entsprechenden bei der Schnecke, und die Richtung der Zellen ist die gleiche wie dort, dass heisst, die dem Ectoderm zunächstliegenden Zellen der Augenblase sind von demselben abgewandt, die gegenüberstehenden dem Ectoderm und damit dem Lichte zugewandt. In diesem Zustande wächst die Augenblase, bis sie mit dem ursprünglich inneren, hinteren Pol eine Stelle des Ectoderms berührt, weit entfernt von dem Orte, wo das Auge ursprünglich entstand. Jetzt erst, nachdem sie ihre bleibende Stelle eingenommen hat, tritt die Veränderung ein, welche den anscheinenden Gegensatz bewirkt, indem gelegentlich der Einsenkung der Linse die

[1]) Die »Augen mit Wirbelthiertypus« bei *Onchidium* und den *Pectiniden* sind keine Ausnahme von dieser Regel; denn sie gehören nicht zu den ihr unterstehenden Organen, sondern sind als eigenartige Bildungen aufzufassen, welche mit den Augen zum Theil weder Stellung noch Innervirung gemein haben, und so lange ihre Entwicklungsgeschichte nicht genauer bekannt ist, allerdings als ungelöste Räthsel erscheinen.

[2]) Es ist sicher gestattet, die Zellen dieser Einstülpung (Medullarfurche), solange sie mit dem Ectoderm zusammenhängen, als Ectodermzellen zu betrachten und zu bezeichnen. Da nun z. B. bei den Säugethieren das Auge sich zu einer Zeit anlegt, wo die Furche noch offen ist, so ist man vollkommen berechtigt, die Seitenwand dieser Furche, aus welcher das Auge sich einstülpt, dem Ectoderm, aus welchem das Schneckenauge entsteht, gleichzusetzen.

innere (hintere) Hälfte der Blase sich in die äussere (vordere) einstülpt oder von ihr umwachsen wird (C 2). Es bildet sich ein Körper aus zwei ineinander steckenden Kugelschalen, ähnlich wie wenn man einen durchlöcherten Gummiball von einer Seite her eindrückt (C 3). Dadurch entsteht also ein Napf oder Becher mit doppelter Wandung, die Mündung nach dem Ectoderm zu gerichtet. Die äussere Schale wird von den Zellen des äusseren Poles der ursprünglichen Blase gebildet, die innere Wand von den Zellen des inneren Poles derselben, wobei die Zellen beider Wandungen natürlich ihre frühere Lage und Stellung beibehalten. Da nun die Oeffnung des secundären Augenbechers (welche durch die Linse geschlossen wird) dicht unter dem Epithel liegt und diesem zugewandt ist, und das Licht von dieser Seite her einfällt, so ist offenbar, dass die Stäbchenenden der Zellen der inneren Wand dieser neuen Augenblase von dem von hinten her einfallenden Lichte abgewandt sein müssen.

Vergleicht man die schematischen Zeichnungen der Entwicklung des Mollusken- und Vertebraten-Auges, so ist klar ersichtlich, dass in beiden Fällen die Zellen desselben Poles der Augenblase sich zu Sinneszellen umwandeln und in beiden Fällen die gleiche Richtung haben, nämlich gegen die Ectodermplatte hin, aus welcher die Augenblase sich bildete. Nicht die Retina wird »umgekehrt«, sondern das Auge ändert bei dem complicirten Entwicklungsvorgang seinen Ort und wendet seinen ursprünglich inneren Pol nach aussen, dem jetzt von hinten einfallenden Lichte zu. Es entspricht also die Retina der Wirbelthiere derjenigen der Mollusken und ebenso das Pigmentepithel der ersteren der inneren Cornea der Schnecken und dem Pigmentepithel der Cephalopoden; auch der Sehnerv tritt bei den Wirbelthieren wie bei den Mollusken in gleicher Weise an das ursprünglich centrale (proximale, basale) Ende der Sehzellen; an der dem peripheren Ganglion opticum entsprechenden Stelle findet sich der cerebrale Theil der Retina (das Retinaganglion).

Man kann somit, wenn das bei den Ascidien als Auge bezeichnete Gebilde wirklich ein solches ist, und man die Ascidien als eine der Uebergangsformen von den Wirbellosen zu den Wirbelthieren (via Amphioxus) gelten lässt, den percipirenden Theil des Wirbelthierauges als den gleichen Theilen des Cephalopoden-Auges und dem ganzen Auge der Schnecken homolog bezeichnen[1]).

[1]) Im Winter 1882 hatte ich diese Anschauung in meinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie der Sinnesorgane vorgetragen, ohne damals zu wissen, dass die Gebrüder Hertwig schon 1878 die gleichen Ansichten ausgesprochen hatten.

Während so die ursprüngliche Augenblase nur die hintere Wand des fertigen Auges bildet, wird der vordere Theil durch neu hinzutretende Organe des dioptrischen Apparates hergestellt und so die Augenkugel oder der Bulbus gebildet.

Das Auge der Wirbelthiere besitzt Kugelgestalt und ist von einer harten und dicken, aus Bindegewebslamellen bestehenden Haut umschlossen, der Sclera oder Sclerotica, welcher häufig Knorpel- oder Knochenplatten eingelagert sind. Der äussere Pol des Auges ist über dessen Oberfläche vorgewölbt, und wird als Cornea bezeichnet. Diese Stelle ist durchsichtig, ihre äussere Fläche von der hier aus glashellen Zellen bestehenden Epidermis, die innere von einem einschichtigen, aus dicken, polygonalen Zellen bestehenden Endothel überzogen. Die unmittelbar über diesem Endothel liegende Schicht der Cornea besteht aus sehr feinen, innig mit einander verbundenen Lamellen, sieht in Folge dessen homogen aus und wird als Membrana Descemeti bezeichnet.

Im Inneren des Auges unterscheidet man zwei ungleich grosse Höhlen, deren vordere mit einer Flüssigkeit, humor aqueus, die hintere mit einer Zellen enthaltenden, ungemein wasserreichen Gallerte[1]), dem Glaskörper[2]) erfüllt ist. Beide sind durch die Linse und den Ciliarkörper von einander getrennt. Der Glaskörper setzt sich aus spärlichen Zellen, Fibrillen in der Nähe der Ora serata und vieler Flüssigkeit zusammen, die nach einigen Autoren in einem Fachwerke feiner Häutchen enthalten sein soll, während von anderer Seite das

---

In dem »Nervensystem der Medusen« konnte ich ja nach dem Titel keine Aeusserungen über Wirbelthieraugen vermuthen und nahm so das Buch erst zur Hand, als ich seiner für die Sinnesorgane der Coelenteraten bedurfte. Wenn ich trotzdem jetzt meine damalige Darstellung beibehalten habe, so geschah es, weil der Weg, auf dem ich selbständig zu meiner Ueberzeugung kam, ein etwas anderer war, als der, welchen Hertwig eingeschlagen hatte, und weil dadurch, dass unsere Resultate demungeachtet übereinstimmen, die Richtigkeit dieser Theorie im hohen Grade wahrscheinlich gemacht wird.

[1]) In keiner Beziehung zu dem Gallertkörper der Mollusken stehend, welcher ein Secret ist.

[2]) Virchow, Hans, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Berlin 1882.

Virchow, Hans, Ueber die Glaskörper- und Netzhautgefässe des Aales. Morpholog. Jahrbuch Bd. 7.

Hannover, Das Auge. Leipzig 1852.

Herzog Carl in Bayern, Beiträge zur Anatomie und Pathologie des Glaskörpers. Archiv f. Ophthalmologie 1879 Bd. 25.

Schwalbe, Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Graefe-Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde Bd. 1.

J. Stilling, Eine Studie über den Bau des Glaskörpers. Graefe's Archiv 1869 Bd. 15.

Vorhandensein wandungsloser Spalten in der Gallerte, concentrisch in der Peripherie und radiär in dem Kerne, betont wird.

In dem Glaskörper der Säugethiere befindet sich ein mit dem Alter wachsender Kanal, welcher sich von der Papilla optici aus, der Augenachse ungefähr parallel hinzieht, von Endothel ausgekleidet ist und

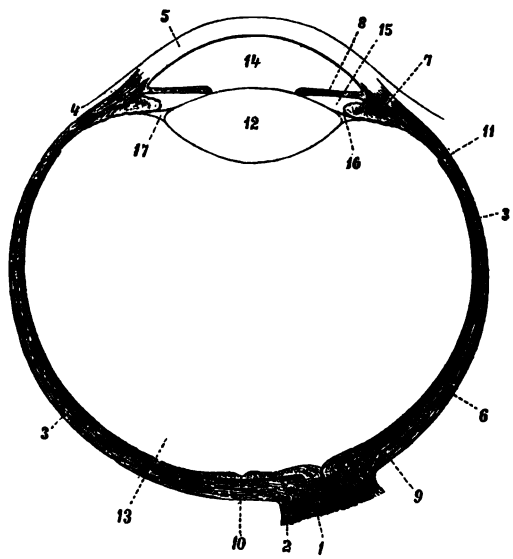


Fig. 36.

Horizontalschnitt durch den Augapfel des Menschen. (Schwalbe.) 1 N. opticus. 2 dessen Duralscheide, in die Sclera übergehend. 3 Sclerotica. 4 Conjunctiva sclerae. 5 Cornea. 6 Chorioides. 7 Ciliarkörper mit den nach innen vorragenden, der Zonula (16) aufliegenden Ciliarfortsätzen. 8 Iris. 9 Retina. 10 deren Fovea centralis. 11 Ora serrata retinae. 12 Linse. 13 Glaskörper. 14 vordere Augenkammer. 15 hintere Augenkammer. 16 Zonula ciliaris. 17 Petit'scher Kanal.

mit der Pialscheide des N. opticus zusammenhängt. Verschieden weit je nach der Gattung und dem Alter, hat er bei dem Schweine einen Durchmesser von ca. 2 mm, bei dem Hirsch und Pferd ist er noch bedeutend weiter.

Durch geringere Consistenz unterscheidet sich der Centraltheil des Glaskörpers des Menschen auffallend von dem der übrigen Säugethiere.

Bei letzteren ist er nach der einen Auffassung nur von seiner Rindenschicht, nach der anderen von einer feinen, structurlosen Membran, Membrana hyaloidea, umgeben; in dem Auge der Fische, Reptilien und Vögel sind in der aus Plattenzellen bestehende Membran, welche den Glaskörper von der Retina scheidet, zahlreiche Gefässe eingeschlossen.

Die Linse, ein durchsichtiger, kugeliger oder linsenförmiger Körper ist in eine Höhlung des Glaskörpers eingebettet und wird durch die Membrana hyaloidea getragen. Diese spaltet sich in zwei Blätter, deren eines zwischen Linse und Glaskörper hinzieht, während das andere sich rings an der structurlosen Linsenkapsel anheftet; der radiär gefaltete Rand desselben wird Zonula Zinnii s. ciliaris genannt, der Raum zwischen den beiden Blättern als Canalis Petiti bezeichnet. Aus einer Einstülpung des über dem Auge liegenden Ectoderms hervorgegangen, besteht die Linse aus Zellen, deren Kerne ihre Lage in der Peripherie beibehielten, während die Zellen zu langen, schmalen Bändern auswuchsen. Indem diese centripetalen Fasern anderen, entgegenkommenden begegnen, entstehen als Grenzlinien ausgezackte Nähte, welche auf der Vorder- wie der Hinterfläche der Linse je zu einer sternförmigen Figur zusammenlaufen. In einfachen Fällen besitzt ein solcher Stern drei, in anderen bis zu neun oder zehn Strahlen.

Von der Grenzzone der Sclera und der Cornea entspringt ein Muskel, das Corpus ciliare, dessen Fasern sich an die Zonula Zinnii ansetzen. Von dem äusseren, vorderen Rande des Ciliarkörpers geht eine aus Muskelfasern bestehende Scheibe, die Iris, aus, welche sich wie ein Vorhang vor die Linse legt und in der Mitte von einer kreisförmigen oder ovalen Oeffnung durchbrochen ist, der Pupille.

Den Raum zwischen Iris und Cornea bezeichnet man als vordere, den zwischen Iris und Linse als hintere Augenkammer.

Der Hintergrund und die Seitenwand des Augapfels ist mit der Retina[1]) ausgekleidet, deren Zellen und Stäbchen die der Mollusken gewöhnlich nicht an Grösse übertreffen; dagegen erreicht das Retinaganglion, oder der cerebrale Theil der Retina, eine bei jenen nicht vorhandene Mächtigkeit. Dieses Ganglion besteht meist aus einer äusseren, einfachen und einer inneren, häufig in mehrere Abtheilungen zerfallenden Rindenschicht von Zellen, welche durch eine dicke Lage von Marksubstanz getrennt sind. Darüber breiten sich die Fasern des Sehnerven aus, um, anscheinend im rechten Winkel, in die Ganglienmasse einzubiegen und diese durchsetzend an die Sehzellen anzutreten.

---

[1]) L. Ranvier, Traité technique d'histologie. Paris 1875—82.

Denissenko, Ueber den Bau der äusseren Körnerschicht der Netzhaut bei den Wirbelthieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 19.

W. Krause, Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Thiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1881 Bd. 19.

Man unterscheidet jetzt mit W. Müller uud Ranvier folgende einzelne Schichten des Retinaganglion:

Innere Grenzschicht (die Basis der Stützzellen bildend).

Schicht der Opticusfasern Schicht der multipolaren Zellen (Ganglion des N. opticus M.) (innere Rinde des Ganglion) Cerebralplexus (Nervenfasern und Marksubstanz, Neurospongium M.) Schicht der unipolaren Zellen (Spongioblasten M.) Schicht der bipolaren Zellen (Ganglion der Retina M.)	Gehirnschicht (Schwalbe), Nervöse Schicht (Henle), cerebraler Theil der Retina (Ranvier), peripheres Ganglion opticum oder Retinaganglion.

letztere beide Schichten zusammen bilden die äussere Rinde des Ganglion.

Daran schliesst, sich getrennt durch die Basalschicht (Bindegewebe und Nervenfasern, tangentiales Fulcrum M.) die Schicht der Sehzellen, in der man unterscheidet:

Körper der Sehzellen (Sehzellen M.) Aeussere Grenzschicht (Membrana limitans externa) Stäbchen und Zapfen.	Sehzellenschicht, Retina.

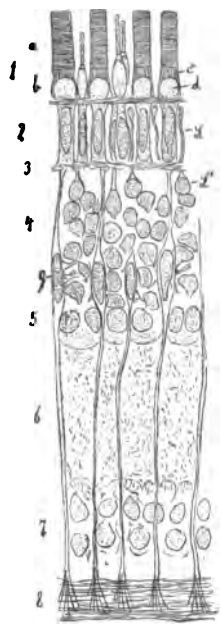
Lange seitlich verzweigte Zellen mit spindelförmigen Kernen, die Stützzellen, (allgemeines Fulcrum M.) ragen gleich Säulen von der unteren bis zur oberen Grenzschichte durch das Ganglion hindurch.

Der Sehnerv tritt in das Auge nicht an dem inneren Pol, sondern seitlich desselben ein, durchbricht die Sinneszellen und das Ganglion und breitet sich unter demselben aus.

Die Grenze zwischen der Retina und den Verbindungstheilen (die Ora serrata) liegt bei dem Menschen und den pflanzenfressenden Säugethieren vor, bei Raubthieren und Nachtraubvögeln hinter dem Aequator des Auges.

Während die eigentliche Retina (die Schicht der Sehzellen) in ihrer ganzen Ausdehnung ziemlich die gleiche Dicke behält, sind die Ganglienmasse und die Schicht der Opticusfasern an der Eintrittstelle des Opticus am mächtigsten; beide nehmen nach dem Rande der Retina zu allmählich an Dicke ab und an demselben, der Ora serrata, gehen die innere und die äussere Rinde des Retinaganglion in einander über, so dass also die Markmasse des Ganglion allseitig von den

Ganglienzellen umgeben ist (*Triton, Hippocampus*). Auch wo das Ganglion unterbrochen wird, wie es an der Eintrittstelle des Sehnerven und — bei Fischen und Vögeln — des Pecten der Fall ist, schliesst sich häufig



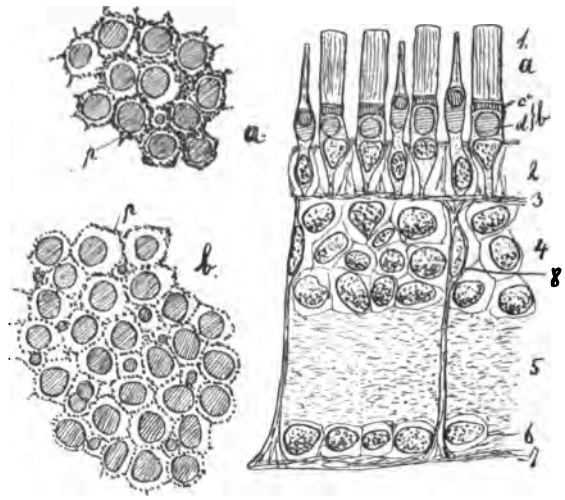


Fig. 38.

Fig. 37.

Fig. 37. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina des *Triton cristatus*. 1 Stäbchen und Zapfen; a Aussenglieder, b Innenglieder, c Schaltkörper, d Nebenkörper. 2 Zellkörper der Stäbchen und Zapfen mit den Kernen. 3 Basalplexus. 4 bipolare Zellen. 5 unipolare Zellen. 6 cerebraler Plexus (Marksubstanz). 7 multipolare Zellen. 8 innere Grenzschicht. 9 Stützzellen. L Landolt'sche Keulen. L' deren Zellen. Dicke der Retina 0,29 mm, Länge der ganzen Stäbchenzellen 0,078 mm, des Stäbchens 0,038 mm. Breite des letzteren 0,008 — 0,01 mm.

Fig. 38. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina von *Siredon pisciformis* (Axolotl). A Flächenschnitt der Retina quer durch die Stäbchen nahe deren Ende, B durch die Mitte derselben. P Pigmentepithel. Dicke der Retina 0,16 mm, Länge der ganzen Stäbchenzelle 0,06 mm, des Stäbchens 0,038 mm, Dicke des letzteren 0,01 mm.

die zellige Rinde um die Marksubstanz herum. Die Stelle des Nerveneintrittes ist natürlich für Lichteindrücke nicht empfänglich. Eine andere auffallende Stelle des Augenhintergrundes ist die Macula lutea mit der Fovea centralis, eine grubenförmige Einsenkung, in welcher das Retinaganglion sich sehr verdünnt und von den beiden Endformen der Sehzellen, den Stäbchen und Zapfen, die ersteren vollkommen fehlen, die letzteren bei Fischen und Reptilien sehr verlängert und verschmälert sind, während sie sich bei Amphibien und Säugethieren an dieser Stelle nicht durch grössere Länge von den übrigen Zapfen unterscheiden.

Bei dem Menschen ist an der tiefsten Stelle der Grube das Ganglion ganz verdrängt, bei Thieren ist es oft nur etwas eingedrückt (verdünnt), und wie bei *Hippocampus* kann die Fovea centralis durch die bedeutende Verlängerung der Zapfen die dickste Stelle der Retina werden.

Die gelbe Farbe der Macula rührt von einem diffusen gelben Farbstoff her, welcher alle Schichten mit Ausnahme der Sehzellenschicht

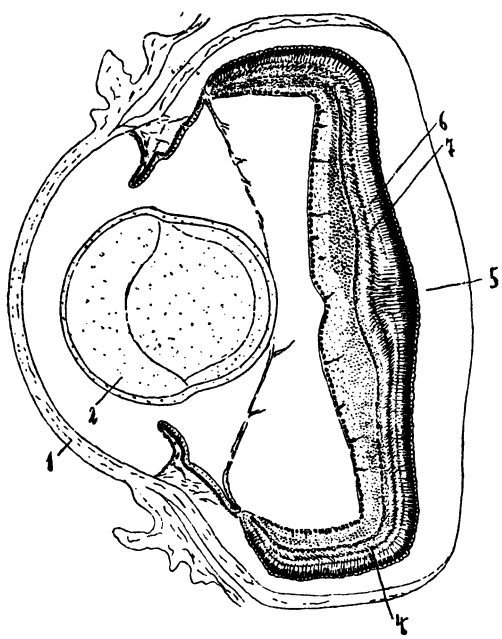


Fig. 39.
Senkrechter Schnitt durch die Mitte des Auges von *Hippocampus*, mit der Fovea centralis. 1 Cornea. 2 Linse. 4 Retina. 5 ausgefüllt durch die nichtgezeichneten Theile der Chorioidea, des Tapetums und der Lamina suprachorioideas. 6 Kerne der Stäbchenzellen. 7 Kerne der Zapfenzellen. Durchmesser des Auges 2,25 mm : 1,5 mm.

durchtränkt. Wenn der Grund der Einsenkung nur aus den Sehzellen besteht, fehlt somit auch die gelbe Farbe. Diese Grube, welche 0,2—0,4 mm im Durchmesser hat, liegt bei dem Menschen im Centrum der Retina, der Mitte der Pupille gegenüber, und bildet hier die Stelle des schärfsten Sehens. Eine Fovea findet sich bei Vertretern aller Wirbelthierklassen, die gelbe Färbung nur noch bei den Affen; die Vögel besitzen noch eine zweite, excentrisch gelegene Fovea.

In den Endigungen der Sinneszellen findet man »Stäbchen« und »Zapfen«, deren zugehörige Kerne und Zellen zuweilen gleichfalls be-

deutend verschieden sind (*Hippocampus*). Stäbchen wie Zapfen scheinen zuweilen keine rein cylindrischen oder kegelförmigen Gebilde, sondern etwas abgeplattet zu sein, so dass man eine breite und eine schmale Seite unterscheiden kann. Beide Formen bestehen aus zwei, chemisch wie physikalisch verschiedenen Theilen, dem ausgebauchten Innengliede und dem schmaleren Aussengliede. Nur bei den keulenförmigen Stäbchen ist dass Innenglied dünner als das Aussenglied. Das letztere ist stark lichtbrechend und enthält einen Fettstoff, welcher dem weniger stark brechenden Innengliede fehlt. Die Grenze beider Theile ist immer scharf ausgeprägt. Das Aussenglied zeigt eine oberflächliche Längs- und eine tiefer gehende Querstreifung, entsprechend welcher bei Maceration der Stäbchen ein Zerfall in feine Scheiben stattfindet, und besitzt eine zarte, structurlose Hülle. Das Innenglied besteht bei Amphibien und Reptilien aus zwei halbmond-, linsen- oder kugelförmigen Körpern, deren äusseren Ranvier als Schaltkörper, den inneren als Nebenkörper bezeichnet, bei höheren Thieren oft nur aus dem Schaltkörper. In dem Innengliede der Zapfen, an der Grenze von Innen- und Aussenglied kommen bei Fischen (Ganoiden), Amphibien (Frosch) und Beutelthieren farblose, bei Reptilien (namentlich Schildkröten) und Vögeln lebhaft in verschiedenen Schattirungen von roth, gelb, grün und blau gefärbte Fettkugeln vor. Ausser den einfachen finden sich auch Doppelzapfen, d. h. zwei Zapfenzellen mit zwei Kernen, deren Innenglieder dicht aneinander liegen. Beide sind nicht gleich, sondern der eine Zapfen ist kleiner als der andere, und es fehlt dem einen Zapfen, dem grösseren, der Nebenkörper.

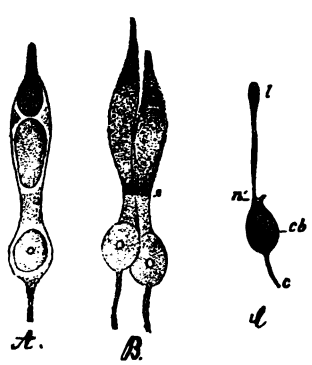


Fig. 40.
A Zapfen, B Doppelzapfen von *Emys Europaea*, frisch (Hoffmann, Bronn). e Faserkorb (Cilien der Limitausenterna). C Landolt'sche Keule. c centraler Fortsatz. cb bipolareZelle. l Keule. n Stelle des Durchtrittes durch den Plexus basalis (Ranvier).

Die Aussenglieder der Stäbchen sind in der lebenden oder nach dem Tode nicht dem Tageslicht ausgesetzten Retina der höheren Wirbelthiere roth gefärbt, bei einigen Amphibien (Frosch, Kröte, Triton) finden sich auch Stäbchen mit kürzeren, grünen Aussengliedern, während andere, wie *Salamandra*, nur rothe Stäbchen besitzen. Der Farbstoff, das Retinaroth (Sehpurpur, Erythropsin) ist auf die Stäbcheu beschränkt und kommt in den Zapfen nicht vor; desshalb fehlt der Sehpurpur

den Thieren, welche keine Stäbchen besitzen (z. B. vielen Reptilien) und bei den übrigen Wirbelthieren derjenigen Stelle der Netzhaut, welche nur aus Zapfen besteht — der Macula lutea.

Einigen Nachtthieren, wie dem Ziegenmelker und der Fledermaus (*Caprimulgus europaeus* und *Vespertilio scrotinus*) fehlt das Retinaroth, während es bei anderen, z. B. dem Dachs und der Eule, vorhanden ist.

Auch die Stäbchen der Hühner- und Taubenretina sind farblos und ohne Sehpurpur, die Zapfen durch die Oelkugeln und ein rothes, körniges Pigment gefärbt.

Durch das Licht wird das Sehroth entfärbt, in der Dunkelheit regenerirt sich die Farbe wieder von den Retinapigmentzellen aus.

Die »Markschicht« des Retinaganglion wird von einem feinen Netzwerk gebildet, dessen Bälkchen aus einer dem Horn nahe verwandten Substanz bestehen, so dass darin ein Stützgerüst des Ganglion zu sehen ist, in welchem sich die Fortsätze der Ganglienzellen ausbreiten und verzweigen. Die ganze Retina wird getragen und ist eingebettet in einem Gerüste, dessen Pfeiler die Stützzellen sind. Ihre Basis bildet die Membrana limitans interna, auf welcher sie sich breit kegelförmig erheben, um dann noch innerhalb der inneren Rinde des Ganglion sich zu dünnen Fasern zu verschmächtigen. Als solche reichen sie, seitlich membranöse Anhänge tragend, bis in die äussere Rinde, in welcher sie sich verbreitern und in einer Randanschwellung einen ovalen Kern besitzen. Innerhalb dieser Schicht des Ganglions sind sie reich verästelt und in ihren platten Zweigen sind die Ganglienzellen eingelagert. An dem äusseren Rande des Ganglion werden sie wieder schmal, um dann über dem Basalplexus sich zu verbreitern und eine oder mehrere Reihen von Vertiefungen zu bilden, in welchen die Körper der Sehzellen sitzen. Zwischen letzteren erstrecken sie sich in feinen Fortsätzen bis an die untere Grenze der Stäbchen, wo sie mit einem continuirlichen Cuticularsaum, der Membrana limitans externa, endigen. Von dieser gehen

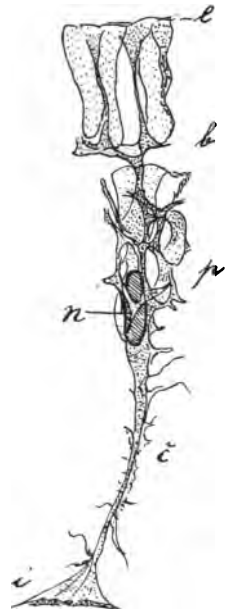


Fig. 41.
Stützzelle (Müller'sche Faser) aus der Retina des *Triton*. e Cuticularsaum, die Limitans externa bildend, der zwischen e und b enthaltene Theil entspricht den Körpern der Sehzellen; der unterhalb von b verschmälerte Theil dem Basalplexus. p häufige Ausbreitung in der Schicht der bipolaren Zellen. c Theil, der dem Cerebralplexus, der Schicht der multipolaren Zellen und der Ausbreitung des N. opticus entspricht. i Fuss der Stützzelle, der Limitans interna entsprechend. n Kern der Zelle (Ranvier).

noch feine, cilienartige Fasern aus, welche als Faserkörbe die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen umgeben.

Unter dem Namen *Chorioidea* fasst der Sprachgebrauch meist die Gefässschicht, welche zwischen Retina und Sclera liegt, (mit ihrer pigmentirten Hüllhaut, der Lamina fusca) und das Pigment der Retina zusammen. Der grösseren Klarheit halber werde ich allein die Gefässschicht mit der Lamina fusca als Chorioidea bezeichnen, die Pigmentschicht der Retina dagegen als Pigmentepithel[1]) unterscheiden. Dieses Pigmentepithel, welches aus dem äusseren Theil der ursprünglichen Augenblase hervorgegangen ist (siehe Tafel I C), besteht aus prismatischen, meist sechseckigen Zellen, in deren äusserem, pigmentlosen und flach abgerundetem Ende, der Basis[2]), der ovale oder kugelige Kern liegt. Eine napfförmige Cuticularkappe, aus Keratin bestehend, umfasst die Basis und den unteren Theil jeder Zelle. Von dem freien Ende der Zellen geht eine grosse Anzahl protoplasmatischer Fortsätze aus, gleich den Franzen einer Quaste, welche die Träger des braunen, in kleinen Körnchen oder Nadeln ausgeschiedenen Pigmentes sind. Diese Fäden, welche zwischen die Stäbchen und

Fig. 42.
Isolirte Retinapigmentzelle vom *Frosch*, stark vergrösserte Seitenansicht. (Hoffmann, Bronn). Die Cuticularkappe ist in der Zeichnung nicht angegeben.

[1]) Heinrich Müller, Zur Histologie der Netzhaut. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1851 Bd. 3.

Boll, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Monatsbericht der Akademie zu Berlin 1876.

Ewald und Kühne, Untersuchungen über den Sehpurpur. Untersuchungen des physiologischen Instituts Heidelberg Bd. 1.

Angelucci, Ricerche istologiche sull' epitelio retinico dei vertebrati. Atti della Academia dei Lincei 1877—78.

Angelucci, Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbelthiere. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiolog. Abth. 1878.

H. Beauregard, Contribution à l'étude du rouge rétinien. Journal de l'anatomie et de la physiologie 1879.

G. Wälchli, Mikrospectroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln. Ondezoek. Physiol. Laborat. Utrecht 1881 D. 6 Afl. 2. (Die Chromophane Kühne's seien Kunstproducte und drei andere normale Farbstoffe darin enthalten).

[2]) Ungenau wird zuweilen die Basis der Pigmentepithelzellen als Kuppe, das freie, (oberflächliche) Ende als Basis bezeichnet.

Zapfen eindringen und dieselben umhüllen (vgl. Fig. 38), sind selbst nicht beweglich, aber die Pigmentkörnchen in ihnen ziehen sich je nach dem Einflusse von Dunkelheit und Licht entweder gegen die Zelle zurück, oder strömen nach dem Ende der Fäden vor bis an die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen.

Die Cuticularkappen, in welchen bei Frosch und Säugethier die ungefärbten Kuppen der Pigmentzellen stecken, bedecken bei den Reptilien und Vögeln nur die Basis, nicht auch die Seiten der Kuppen; der pigmentfreie Theil enthält Oeltropfen und aleuronoide Körner, letztere fehlen den Reptilien und Säugethieren.

Fische[1]).

Wie bei den Mollusken, so kann man auch bei den Wirbelthieren eine Entwicklung des Auges in aufsteigender Linie erkennen, derart, dass bei niedriger stehenden Thieren einer Klasse die Augen weniger ausgebildet sind als bei höherstehenden derselben Klasse. Deutlich ist dies allerdings nur noch bei den Fischen ausgeprägt, wo die tiefst stehenden Formen, die *Cyclostomen*, wenig entwickelte, zum Theil auf einer embryonalen Stufe verharrende Augen besitzen.

Die Augen der *Cyclostomen* liegen am Hinterende der Riechgrube zu beiden Seiten des Kopfes unter der Haut. Sie bestehen bei *Ammocoetes* nur aus dem Augenbecher und der Linse, erst später entwickelt sich eine Iris und vordere Kammer, während auch bei dem reifen *Petromyzon* die Cornea von der übrigen Haut sich kaum unterscheidet.

Bei der Larvenform, dem *Ammocoetes*, liegt das Auge tief unter dem unveränderten Integument und ist von diesem durch eine dicke Schicht von Bindegewebe getrennt, während es bei dem erwachsenen Thiere, dem *Petromyzon* (Neunauge), näher an die Körperoberfläche gerückt und die Haut über dem in allen Theilen vergrösserten Auge verdünnt ist.

Das Auge von *Ammocoetes* erinnert in manchen Punkten an das Gastropoden-Auge, wohl einfach deshalb, weil es hier längere Zeit auf einem frühen Stadium der embryonalen Entwickelung verbleibt. So fehlt eine eigentliche Sclera und wird durch das Bindegewebe ersetzt, in welches die Augenblase eingebettet ist. An dieser sind Retina und

[1]) Berger, Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morpholog. Jahrb. Bd. VIII.

Retinapigment noch deutlich als zwei ineinandergeschobene Kugelschalen zu unterscheiden, die an der Umschlagstelle bei jungen Larven unmittelbar ineinander übergehen. Bei älteren Larven wird der Uebergang der beiden Blätter durch hohe Cylinderzellen, welche nach dem Rande zu schnell niedriger werden, vermittelt (Fig. 43). Auch Retina und Pigmentepithel besitzen noch einen embryonalen Charakter. Dieser zeigt sich bei ersterer namentlich in der verhältnissmässig geringen Entwicklung des ganglionären Theiles der Retina. Die Zapfen und Stäbchen dagegen sind schon deutlich entwickelt [1]). Die Zellen des Retinapigmentes sind zu der Zeit noch wenig verändert, cubisch, zum grossen Theil noch pigmentlos und besitzen keine Fortsätze, sondern enden gegen die Retina hin mit ebener Fläche. Bei *Petromyzon* ist die Ganglienschicht dicker, die Stäbchen und Zapfen wohl ausgebildet, die Enden desselben werden von den Pigmentfäden umhüllt.

Die Oeffnung des bei älteren Larven kugeligen oder eiförmigen Augenbechers wird von der Linse und dem bei *Ammocoetes* kaum entwickelten Glaskörper ausgefüllt. Bei jüngeren Exemplaren (2,5 bis 3 cm Länge) ist die Linse noch ein hohler, sphäroidischer Körper, deutlich aus Cylinderzellen zusammengesetzt. Ueber der Linse ist das Bindegewebe etwas verdickt, bei älteren *Ammocoetes* liegt da, scheinbar mit der Linse im Zusammenhang ein homogener, flacher, aussen convexer Körper, nach Langerhans eine Art von *Membrana Descemeti*, vielleicht eine Cuticularbildung, oder von dem Härtungs-Reagens sehr verändertes Gewebe. Das Auge der *Petromyzonten*, namentlich der jüngeren Thiere, zeigt somit eine Entwicklungsstufe, ähnlich der embryonalen (Tafel, C 3) abgebildeten, welche bei den höheren Wirbelthieren in der frühesten Zeit der Entwicklung durchschritten wird.

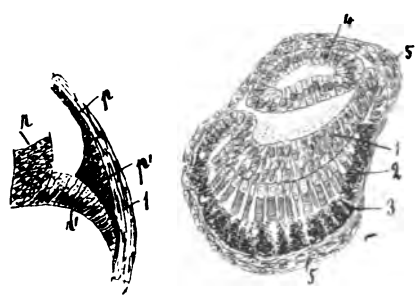


Fig. 43.
Rechts: Querschnitt durch das Auge eines jungen, 3 cm langen *Ammocoetes*. 1 Retinazellen. 2 Stäbchen und Zapfen. 3 Retinapigmentzellen. 4 Linse. 5 Bindegewebe. — Links: Senkrechter Schnitt durch den Rand der Retina eines ausgewachsenen *Ammocoetes*. r Retina. p Pigmentepithel. r', p' einfache Lage von langen Zellen an der Uebergangsstelle der Retina in die Pigmentzellen. 1 Bindegewebe. — Durchmesser des Auges 0,045 mm : 0,063 mm.

[1]) Die Stäbchen und Zapfen sind hier anscheinend sehr zart; denn sie werden durch Anwendung der Chromsäure behufs der Conservirung und Härtung vollständig zerstört; Ueberosmiumsäure dagegen erhält sie vortrefflich, bei vorsichtiger Benutzung der Chromsäure blieben sie einigermaassen erhalten.

Die Fasern des *N. opticus* breiten sich bei den *Petromyzonten* nicht über, sondern innerhalb des Retinaganglions aus. Es scheint dies wenigstens daraus hervorzugehen, dass zu äusserst eine granulirte, dann zwischen zwei Zellschichten die Opticusfaserschicht angegeben werden.

Während bei den *Cyclostomen* das Auge zwischen Muskeln in Bindegewebe eingebettet unter der Haut liegt, ruht es bei allen anderen Wirbelthieren in einer von dem Skelet des Schädels gebildeten, meist flachen Höhlung mit häufig unvollkommener Wandung. Bei den Fischen finden sich die Augen in der Regel zu beiden Seiten des Kopfes; bei *Uranoscopus* stehen sie dicht neben einander, aufwärts gerichtet, bei *Pleuronectes* (Scholle) liegen sie asymetrisch beide auf einer Seite des Kopfes. Junge, erst kurz ausgeschlüpfte Plattfische *(Pleuronectiden)* haben die Augen noch symmetrisch zu beiden Seiten des Kopfes sitzend, dann wandert das eine Auge unter gleichzeitiger Vorwärtsbewegung um den Schädel herum und lagert sich neben das andere Auge.

Der Bulbus der Fische ist, soweit er in der Augenhöhle (Orbita) liegt, von einem gallertigen, wasserhaltigen Bindegewebe und von Fett reichlich umgeben. Während er bei den meisten Knochenfischen und einigen *Ganoiden* durch ein längs des N. opticus von der Sclera zur Orbita laufendes fibröses oder knorpeliges Band mit letzterer zusammenhängt, besitzen die Knorpelfische *(Pagliostomen)* an dieser Stelle eine Gelenkverbindung. Von der Sclera erhebt sich neben der Eintrittstelle des N. opticus ein knorpeliger Fortsatz mit abgerundeter Gelenkfläche, welche auf dem verbreiterten Ende eines schlanken, aus dem Grunde der Orbita aufragenden Knorpels sehr frei beweglich eingelenkt und nur durch lockeres Bindegewebe angeheftet ist. Die Bewegungen des Bulbus werden hier wie bei allen Vertebraten durch mindestens vier gerade und zwei schräge Muskeln, M. recti, M. obliqui, bewirkt. (Mit Ausnahme der *Dipnoer*, welchem nach Stannius die schrägen Muskeln fehlen.) Bei den *Acanthopterygiern*, den *Clupeen* und *Salmoneen* setzen sich die geraden Muskeln nicht in der nächsten Umgebung der Augenhöhle an, sondern es liegen die Muskeln beider Augäpfel in einem unterhalb der Schädelbasis verlaufenden Kanale, aus welchem sie divergirend in die beiden Augenhöhlen eintreten.

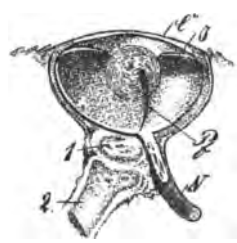


Fig. 44.
Horizontaler Schnitt durch das Auge eines Selachiers. (Soemmering.) C Cornea. I Iris. N Nervus opticus. Pf Processus falciformis. 1 Gelenkknorpel der Sclera. 2 Knorpelstab der Orbita.

Die Aussenwand (Vorderseite) des Bulbus ist meist ziemlich flach und eben, die Rückwand kugelförmig gewölbt, (Fig. 44); doch kommen auch Bildungen mit gewölbter Cornea und flacher Rückseite vor, wie die hochentwickelten Augen des Seepferdchens (Fig. 39.) Die Linse liegt gewöhnlich dicht an der Cornea (bei *Hippocampus* ziemlich weit davon entfernt).

Häufig sind die Augen der Fische relativ gross (*Acanthoptern*: *Myripristis*, *Priacanthus*): auffallend klein sind sie bei den Welsen und Aalen *(Silurus, Anguilla)*.

Die Sclera ist bei den *Pagliostomen* knorpelig; bei den meisten Knochenfischen liegen zwei halbmondförmige Knorpelplatten in der bindegewebigen Sclera, welche oft verknöchern. Diese Knorpellamellen bestehen nur aus einer Lage von Zellen, welche senkrecht zu der Fläche der Lamellen gestellt sind, so dass dieser Knorpel der Fische ganz ebenso gebaut ist wie der Aequatorialknorpel des Cephalopoden-Auges. In einzelnen Fällen *(Xiphias)* findet sich eine vollkommene Knorpelkapsel, welche nur an der Eintrittsstelle des Sehnerven und an der Cornea geöffnet ist.

Auf die Sclera folgt nach innen zu ein von Fett und Pigmentzellen erfüllter Lymphraum, die Lamina suprachorioidea (Wiedersheim) und auf diese bei Knochenfischen die Argentea, bei dem *Hecht* ziemlich dick, bei *Hippocampus* ausser in der Iris eine dünne, aus einer einzigen Zellenlage bestehende Lamelle.

In den Zellen dieser Haut sind zahllose irisirende, stäbchenförmige Krystalloide eingelagert, wie sie in gleicher Weise auch in der äusseren Haut und in den Schuppen vorkommen und deren schillernden Metallglanz bewirken. Die Argentea erstreckt sich auch auf die Aussenseite der Iris [1]), ist hier besonders stark entwickelt, und verleiht dem Fischauge seinen bekannten metallischen Glanz. Die sehr dünne Iris enthält bei den Fischen weite Blutgefässe, und im Allgemeinen wenige Muskelfasern. Ihre Aussenseite ist mit einem pigmentlosen Endothel aus Plattenzellen bekleidet, unter welchem die Argentea und lockeres Bindegewebe mit einzelnen Chromatophoren liegt, ihre Innenseite bis zu dem Rande der Pupille mit 2 Lagen von Epithelzellen, einer unteren aus ziemlich niedrigen Pigmentzellen und einer oberen, welche aus farblosen Cylinderzellen mit grossen kugeligen Kernen besteht (*Hippocampus* Fig. 48). Die Chorioidea erscheint als eine verschieden dicke,

[1]) Die Iris der Fische ist im Allgemeinen schwach entwickelt und wenig beweglich; nur bei den Rochen ist der obere Rand gelappt und verlängert, so dass er wie ein Vorhang die Pupille ganz oder theilweise verschliessen kann. Aehnlich auch bei einigen Knochenfischen (Pleuronectiden).

von Capillaren und grösseren Gefässen gebildete Schicht, welche sich bis zur Cornea um den Bulbus herumzieht und deren Gefässe die Ernährung des Auges vermitteln. Die Wandungen der Chorioidealgefässe sind pigmentirt.

Bei den Knochenfischen bildet die Chorioidea keine sehr dicke Lage, dafür findet sich zwischen der Argentea und dem Retinapigment,

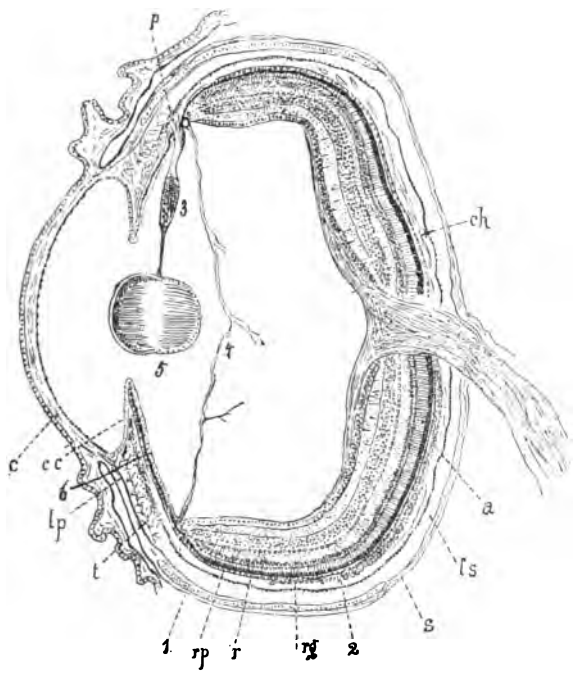


Fig. 45.
Senkrechter Schnitt seitlich der Medianebene durch das Auge von *Hippocampus* und die Eintrittstelle des Sehnerven. (Die Sehne des Processus ist hier der Vollständigkeit halber eingezeichnet, obschon sie sich nicht nahe dem Pol, sondern am Aequator der Linse ansetzt.)
1 Knorpelkapsel des Auges. 2 Chorioidealdrüse. 3 Campanula. 4 Membrana hyaloidea. 5 Linse. 6 Epithel des Corpus ciliare. a Argentea. c Cornea. cc Corpus ciliare und Iris. ch Chorioidea. lp Ligamentum pectinatum. ls Lamina suprachorioidealis. p Processus falciformis. r Retina. rg Retinaganglion. rp Retinapigment. s Sclera.

an der Eintrittstelle des Sehnerven und diesen ring- oder hufeisenförmig umgebend, ein aus Arterien und Venen bestehendes Wundernetz, die sogenannte Chorioidealdrüse. Diese empfängt das Blut aus der Arteria ophtalmica, nachdem es zuvor ein anderes Wundernetz, die sog. Nebenkieme durchlaufen hat. Kurz vor dem Chorioidealnetz erweitern sich die zuführenden Gefässe, theilen sich und lösen

sich sehr schnell in eine Unsumme feinster Capillaren auf, welche Wand an Wand liegend einen nahezu parallelen Verlauf nehmen. An der entgegengesetzten Seite erfolgt der Uebergang in die grösseren Gefässe zwar auch schnell, aber doch nicht so plötzlich (*Esox lucius*). Zwischen der Chorioidea und der Retina liegt häufig noch eine der Argentea gleichgebaute Membran, das Tapetum lucidum.

Trotz ihres Glanzes ist die Argentea der Knochenfische für das Sehen bedeutungslos, da sie nach innen von dem Pigmente der Chorioidea so dick bedeckt ist, dass sie nicht einmal durch dasselbe schimmert; nur in der Iris tritt sie zu Tage. Bei den Knorpelfischen dagegen leuchtet der Augengrund durch den Widerschein des durch das Retinapigment kaum gedämpften, vor der Chorioidea gelegenen Tapetums. Die Stäbchen werden hier zweimal von demselben Lichtstrahl getroffen, erfahren also einen viel stärkeren Reiz.

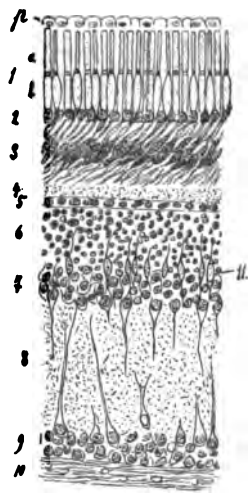


Fig. 46.
Senkrechter Schnitt durch die Retina von *Hippocampus*. 1 Stäbchen und Zapfen, a Aussen-, b Innenglieder. 2 Kerne der Stäbchenzellen. 3 Kerne und Körper der Zapfenzellen. 4 Basalplexus. 5 Interstitielle Basalzellen. 6 Schicht kleiner, 7 Schicht grosser Zellen. 8 cerebraler Plexus. 9 multipolare Zellen. 10 Fasern des Nervus opticus. 11 Stützzellen. p Retinapigmentzellen (nur die Basis gezeichnet, die Fransen weggelassen.) Dicke der Retina 0,235 mm, Länge der Stäbchen- und Zapfenzellen 0,071 mm, der Stäbchen 0,042 mm.

Die Retina, deren Ganglienschicht zuweilen *(Hippocampus)* einen sehr complicirten Bau besitzt, zeichnet sich durch das regelmässige Vorkommen von Zwillingszapfen neben den langen und dünnen (bei *Hecht* und *Barsch* keulenförmigen) Stäbchen aus; die Stäbchen der Fische gehören zu den längsten, welche bei Wirbelthieren vorkommen. Doch erwähnt Dogiel aus der Retina der Ganoiden keine Doppelzapfen, und weder dort noch bei *Hippocampus* sind die Stäbchen auffallend lang. Während bei dem *Hecht*, dem *Aal*, den *Ganoiden* das Retinaganglion (mit Dogiel will ich die ganze Ganglienschicht so bezeichnen) einfach gebaut ist, besteht es bei *Hippocampus* aus so vielen verschiedenen Schichten, dass ich es unter den mir bekannten Formen nur mit dem von *Pelobates fuscus* (Fig. 53) vergleichen kann. Auffallend ist schon in der Sehzellenschichte die scharfe Trennung der Stäbchen- und Zapfenkerne in zwei unter einander liegende Schichten, in deren oberer die kugeligen Kerne der Stäbchenzellen enthalten sind. (2). Die Zellkörper der Zapfenzellen (3) stehen nicht senkrecht auf der Oberfläche der Retina, sondern schräg zu derselben, alle gegen das

Centrum der Retina, die Fovea centralis, hin geneigt, und die gleiche Lage haben ihre länglich-ovalen Kerne. Nun folgt der Basalplexus (4) und darunter eine Lage von Kernen (5), welche wohl den interstitiellen Basalzellen von *Pelobates* entspricht und sich auch bei dem Barsch und Hecht findet; darauf eine Schicht kleiner Zellen (6) und die Markschicht (plexus cerebralis) (8) mit ihrer äusseren und inneren Rindenschicht von Ganglienzellen 7 und 9, von denen zahlreiche lange Fortsätze, namentlich von den Zellen der äusseren Lage, ausgehen und die Marklage durchsetzen. Den Schluss bilden die Fasern des Opticus (10), zwischen denen massenhaft längliche Kerne liegen.

In der Fovea centralis sind die Zapfen und die Pigmentzellen ungemein verlängert, das Aufhören der Stäbchenzellen am Rande der Fovea ist in Folge der scharfen Trennung der Kerne von Stäbchen- und Zapfenzellen gerade hier sehr deutlich zu sehen (Fig. 39).

In dem Retinaganglion des *Aales* verlaufen Blutgefässe, die bis in die Schicht der Sehzellen eindringen; bei *Hippocampus* fiel mir nichts derartiges auf.

Bei dem *Hechte* (*Esox lucius*) ist die Rinde des Retinaganglion weniger dick als bei *Hippocampus*, aber die Zusammensetzung aus einer äusseren kleinzelligen und einer inneren grosszelligen Schichte ebenfalls sehr auffallend. Diese beiden Schichten entsprechen offenbar den bipolaren und unipolaren Zellen Ranvier's, wobei nur zu bemerken ist, dass die sogenannten unipolaren Zellen hier nicht nur einen, sondern zwei und mehrere Fortsätze besitzen. Wirklich unipolare Zellen gibt es in den Geweben nach meiner Erfahrung und Ueberzeugung ebenso wenig wie apolare, freie Zellen dagegen kann man nach Belieben und nach ihren augenblicklichen Zuständen als multipolar oder apolar bezeichnen.

Der Basalplexus zerfällt bei dem Hecht in drei parallele, getrennt über einander liegende Membranen, in deren mittelster und unterster die in kurzen Abständen liegenden ovalen Kerne sehr gut zu sehen sind. Die Nervenfasern, welche durch diese Siebmembranen hindurch geradeaus an die Sehzellen antreten, sind verhältnissmässig dick.

In den Augen vieler Fische zieht sich von der Eintrittstelle des Sehnerven gegen den Ciliarkörper eine dünne und schmale, schwarz pigmentirte, sichelförmige Falte hin, welche — um das Bild beizubehalten — mit dem Rücken in der Retina liegt, mit der Schneide in den Glaskörper hineinragt. An der Eintrittstelle des Opticus tritt sie kaum über die Retina hervor, nimmt aber dann gegen den Ciliarkörper hin schnell an Höhe zu; sie erreicht z. B. bei dem Hechte 1,5—2 mm. Dieser Processus falciformis biegt vor der Iris quer

ab zur Augenachse und befestigt sich mit einer knopfförmigen Anschwellung, der Campanula Halleri, an den Aequator der Linsenkapsel. (Die genauere anatomische Beschreibung folgt später zusammen mit dem Pecten der Vögel). Die Campanula enthält Muskel-

Fig. 47.

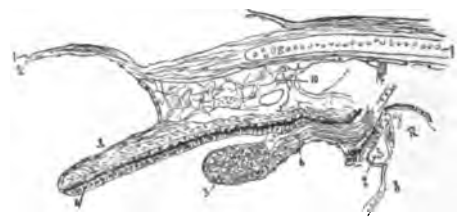


Fig. 48.

Fig. 47. Horizontalschnitt durch das Auge eines Haifisches. C Cornea. I Iris. N Nervus opticus. Pf Processus falciformis. 1, 2 Knorpelgelenk. — In der Mitte die kugelige Linse, durchsichtig, so dass das vordere Ende des Processus sichtbar ist.

Fig. 48. Ciliargegend des Auges von *Hippocampus*, stärker vergrössert, mit dem Eintritt des Processus falciformis. 1 Innerste Schichten der Cornea. 2 Endothel der Cornea. 3 Endothel der Aussenseite der Iris. 4 die beiden Epithelschichten der Innenseite der Iris. 5 Campanula, schräg durchschnitten. 6 Processus falciformis (Stiel der Campanula). 7 Querschnitt des Ringgefässes der 8 Membrana hyaloidea. 9 Knorpel. 10 Ligamentum pectinatum. R bezeichnet den Anfang der (nicht gezeichneten) Retina.

fasern und viele Capillaren, denen der Processus einen Nerven und Blutgefässe zuführt. Bei *Hippocampus* tritt der kleine Stiel der Campanula erst an der Grenze von Retina und Ciliarkörper in das Auge ein, schräg gegen die Linse hin gerichtet; die Campanula ist hier lang eiförmig, hauptsächlich aus Muskelzellen bestehend und setzt sich mit einer bandförmigen Sehne von der Seite her an die Linsenkapsel an.

Neben der Eintrittstelle des Processus verläuft ein ringförmiges Gefäss, von welchem aus zahlreiche Aeste auf eine Membran übergehen, welche hinter der Linse quer durch das Auge gespannt ist (Fig. 39 und 45^4, 48^8). Von der Membran aus ragen dann wieder kleine Gefässe in den Glaskörper hinein. Es ist dies die Membrana hyaloidea, welche bei Fischen, Amphibien und Reptilien reichlich Blutgefässe enthält und gewöhnlich der Retina anliegt, hier aber, wahrscheinlich in Folge einer sehr starken Contraction, vielleicht auch normal bei dem lebenden Thier, quer durch das Auge zieht.

Der Rand der Cornea ist bei den Knochenfischen mit der Iris und dem Ciliarkörper durch Bindegewebsfasern, die zuweilen (*Hippocampus*) einen embryonalen Charakter als verästelte Zellen bewahren, verbunden; man bezeichnet dieses bindegewebige Band als Ligamentum pectinatum oder ciliare (Fig. 48^{10}.) Die Linse der Fische ist nahezu kugelförmig; eine abweichende Form besitzt die des *Hippocampus* (Fig. 39.) Sie wird durch eine schmale bandförmige Ver-

dickung der Hyaloidea, das Ligamentum quadratum, der Campanula gegenüber, fixirt.

Amphibien. Reptilien. Vögel. Säugethiere.

Während die Augen der Amphibien, Reptilien und Säugethiere im Allgemeinen eine kugelförmige Gestalt besitzen, weicht das Auge der Vögel — namentlich das der Tag- und noch mehr das der Nachtraubvögel — sehr bedeutend von dieser ab. Bei letzteren bildet

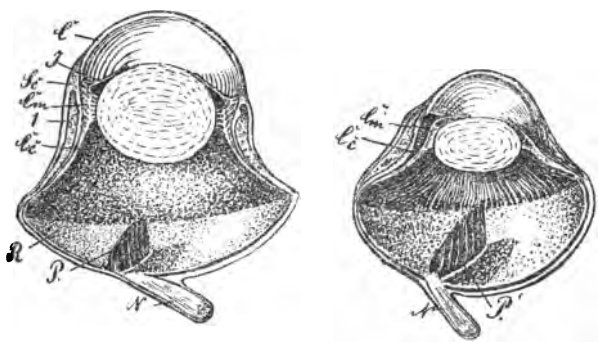


Fig. 49. Fig. 50.

Fig. 49. Auge einer Eule, *Strix bubo*, durch einen Horizontalschnitt halbirt (Soemmering).

Fig. 50. Auge eines Tagraubvogels, *Falco chrysaëtes*, durch einen Horizontalschnitt halbirt (Soemmering). C Cornea. Cc Corpus ciliare. Cm Ciliarmuskel. I Iris. N Nervus opticus. P Pecten. R Retina. Sc Sclera. 1 Knochenplatte der Sclera.

der hintere Abschnitt des Auges ein Kugelsegment mit grossem Radius, welches durch ein längeres oder kürzeres, kegelförmiges Zwischenstück mit der viel stärker gewölbten Cornea verbunden ist. Die Grenze des hinteren und des mittleren Theiles ist sehr scharf abgesetzt, so dass der Bulbus hier häufig wie geknickt erscheint. Weniger schroff tritt dieses Verhältniss an dem Bulbus der Wasservögel hervor, wo der Querdurchmesser des Auges grösser ist als die Längsachse desselben.

Der Theil des Auges, welcher für uns in dieser Darstellung am wichtigsten ist, die Retina, ist bei vielen Vertretern der obigen Klassen recht abweichend gebaut. Es finden sich bedeutende Unterschiede sowohl in der Anordnung der Schichten des Ganglion als in der Bildung der percipirenden Elemente, die aber in keiner Beziehung zu

---

C. K. Hoffmann, Reptilien in Bronn, Classen und Ordnungen 1882 Bd. 6 Abth. 3.

V. Mihalkovics, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1873 Bd. 9.

Gabr. Denissenko, Ueber den Bau und die Function des Kammes im Auge der Vögel. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 19.

der systematischen Stellung der einzelnen Klassen und Ordnungen zu stehen scheinen; es ist deshalb nicht thunlich, einen Typus z. B. der Amphibien- oder Reptilien-Retina, oder der Säugethierretina aufzustellen, während andererseits einzelne Eigenthümlichkeiten der percipirenden

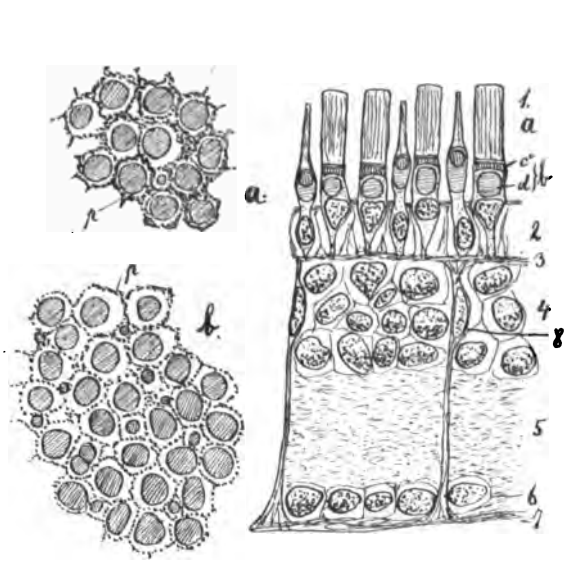


Fig. 51.

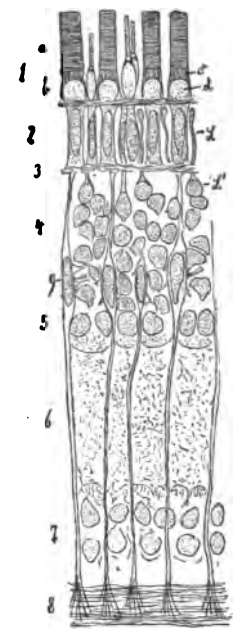


Fig. 52.

Fig. 51. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina des *Axolotl* (*Siredon pisciformis*). A und B Flächenschnitte der Retina quer durch die Stäbchen und Zapfen. P Pigmentepithel. 1—8 wie in Fig. 52. 4 äussere, 6 innere Rinde des Retinaganglion. 5 Marksubstanz. 7 innere Grenzschicht und Nervenfasern. 8 Stützzellen. Dicke der Retina 0,16 mm, Länge der ganzen Sehzelle 0,06 mm, des Stäbchens 0,038 mm, Dicke desselben 0,01 mm.

Fig. 52. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina des *Triton cristatus*. 1 Stäbchen und Zapfen; a Aussenglieder, b Innenglieder, c Schaltkörper, d Nebenkörper. 2 Zellkörper der Stäbchen und Zapfen mit den Kernen. 3 Basalplexus. 4 bipolare Zellen. 5 unipolare Zellen. 6 cerebraler Plexus (Marksubstanz). 7 multipolare Zellen. 8 innere Grenzschicht und Nervenfasern. 9 Stützzellen. L Landolt'sche Keulen, L' deren Zellen. Dicke der Retina 0,29 mm, Länge der ganzen Stäbchenzelle 0,078 mm, des Stäbchens 0,038 mm, Breite des letzteren 0,007 — 0,01 mm.

Elemente, die den Fischen anscheinend fehlen, sich bei Vertretern aller höheren Klassen finden. So ist die Retina der Amphibien theils sehr einfach gebaut, wie bei den Urodelen[1]) (*Triton cristatus*, *Siredon pisciformis*); Stäbchen und Zapfen sind hier ziemlich gleichmässig entwickelt, die Kerne beider Formen der Sehzellen bilden eine einzige Lage, in

[1]) *Proteus anguineus*, dessen Augen ganz rudimentär sind, besitzt in dem Sinnesepithel seiner Retina doch zwei Formen von Endorganen, ohne dass dieselben in ihrer Ausbildung den Stäbchen und Zapfen der übrigen Wirbelthiere gleich kämen.

dem Ganglion sind kaum zwei verschiedene Schichten nachzuweisen und das Retinaganglion des *Axolotl* gehört zu den einfachsten Formen der Art, die wir kennen (Fig. 51 und 52).

Bei der *Kröte* dagegen, einem ungeschwänzten Amphib und einem relativ nahen Verwandten, unterscheidet man unterhalb der Sehzellen vier deutlich gesonderte Schichten von Zellen, nämlich ausser denen des Ganglion noch je eine einfache Lage der sogenannten inneren und äusseren Basalzellen. Die Zapfen sind hier aber ganz unverhältnissmässig schwach entwickelt (Fig. 53).

Neben den einfachen Zapfen finden sich überall auch Doppelzapfen.

Bei den Amphibien überwiegen die Stäbchen, bei den Reptilien die Zapfen (und hauptsächlich Doppelzapfen) derart, dass man kaum ein Stäbchen zu Gesicht bekommt (Fig. 40); doch finden sich bei dem *Crocodil* Stäbchen und Zapfen, und ein *Saurier*, *Gecko communis*, besitzt nur Stäbchen und Doppelstäbchen. Das Ganglion des *Gecko* hat einen ähnlich zusammengesetzten Bau wie das des *Pelobates*, einfach gleich dem der *Urodelen* ist das der *Chelonier*.

Auch die Retina der Vögel enthält vorwiegend Zapfen, doch sind dieselben lang und stäbchenähnlich. Die Sehzellen sind bei *Falco tinnunculus* schräg gestellt wie die Zapfenzellen des *Hippocampus*, spindelförmig, und ihre Kerne liegen in verschiedenen Horizonten, 2—3 fach übereinander (Fig. 55).

Bei den Amphibien sind die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen häufig so breit wie die Sehzellen oder breiter, bei Fischen und Vögeln nur wenig schmäler, deshalb fanden wir bei den ersteren die Kerne der Sehzellen in einer Reihe neben einander, bei letzteren in zwei Reihen untereinander angeordnet. Anders treffen wir es bei den Säugethieren, wo die Stäbchen- und Zapfenzellen sehr dicht stehen und bedeutend feiner sind, ohne dass ihre Kerne in entsprechendem Verhältniss schmäler werden. Die Folge davon ist, dass die Kerne bei weitem den dicksten Theil der Stäbchenzellen bilden und einander

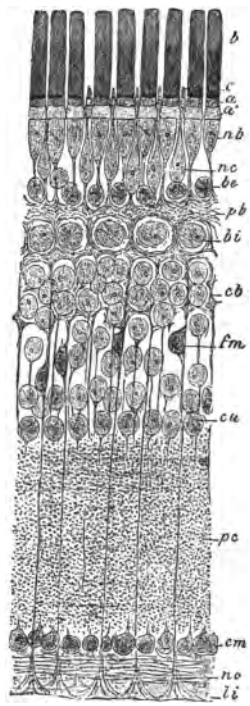


Fig. 53.
Senkrechter Schnitt durch die Retina von *Pelobates fuscus* (Ranvier). b Stäbchen. c Zapfen. a Schaltkörper der Stäbchen. a' Innenglied der Stäbchen. nb ihr Kern. nc Kern der Zapfen. be äussere Basalzellen. pb Basalplexus. bi interstitielle Basalzellen. cb bipolare Zellen. fm Stützzellen. cu unipolare Zellen. pc cerebraler Plexus. cm multipolare Zellen. no Opticusfasern. li Limitans interna.

ausweichend eine tiefe, aus vielen Lagen bestehende Schicht von Kernen bilden, wobei der Körper der Sehzellen sich fadenförmig auszieht. Im Allgemeinen stehen bei den Fischen und den Amphibien die Kerne der Zapfenzellen unter, bei den Säugethieren über denen der Stäbchenzellen und liegen bei letzteren dicht an der Membrana limitans externa. Bei dem *Affen* und dem *Menschen* ist die Schicht der Kerne ungefähr so breit wie die der Zapfen, eine ungemeine Ausdehnung erlangt sie bei der *Katze*, wo sie ungefähr ebenso dick ist wie alle übrigen Schichten der Retina zusammen. Der Unterschied in der Breite und der Anzahl der Stäbchen und Zapfen bei Säugethieren und Amphibien ist so gross, dass bei dem Salamander etwa 30000, bei dem Menschen ungefähr 250000 und mehr auf einem Raum von der Grösse eines Quadratmillimeters Platz haben. Noch grösser und weiter von einander entfernt sind die Stäbchen des *Siredon*, welcher auch — wenigstens nach meinen Beobachtungen — wohl zu den schlechtest sehenden Wirbelthieren gehört.

Das Retinaganglion der Vögel und Säugethiere ist im Allgemeinen einfacher gebaut als das der meisten Amphibien und Reptilien, ähnlich dem von *Triton*; die äussere Schicht besteht nur aus einer dicken Lage kleinerer und einer schmalen grösserer Zellen (zunächst dem Marke des Ganglions gelegen). Bei dem *Falken* ist die äussere Rinde sehr dick und die Zellen darin sehr dicht aneinander gelagert und kaum in zwei Schichten zu zerlegen. Bei den Säugethieren scheint der Unterschied etwas stärker ausgesprochen zu sein. — In dem Ganglion der *Katze* sind auch die inneren Basalzellen, wenngleich in geringerer Anzahl und vereinzelt stehend, vorhanden, die Zellen der inneren Rinde des Ganglion (multipolare Ganglienzellen) sind bei den Säugethieren weniger zahlreich, aber bedeutend grösser als bei den übrigen Wirbelthieren.

Wie bei den Fischen, so ragt auch bei den Reptilien und Vögeln eine keilförmige, schwarz pigmentirte Falte, die Retina durchbohrend, in das Innere des Auges hinein. Dies dem Processus falciformis homologe Gebilde, welches im Reptilienauge keine bedeutende Grösse erreicht, steht neben der Eintrittstelle des N. opticus, und enthält vielfach verschlungene Capillaren, welche der Arteria ophtalmica zugehören. Der Processus der Reptilien, im Allgemeinen schwach entwickelt, fehlt ganzen Gruppen und einzelnen Species, wie den *Cheloniern* und *Hatteria*, vollkommen, während bei den *Ophidiern* und *Crocodiliern* sich nur Andeutungen davon finden. Seine Oberfläche ist glatt wie bei den Fischen, nur bei *Iguana* trägt dieselbe noch zwei Falten.

Die grösste Ausbildung erreicht der Processus falciformis bei den Vögeln, wo er als Kamm oder Pecten seit langer Zeit bekannt ist.

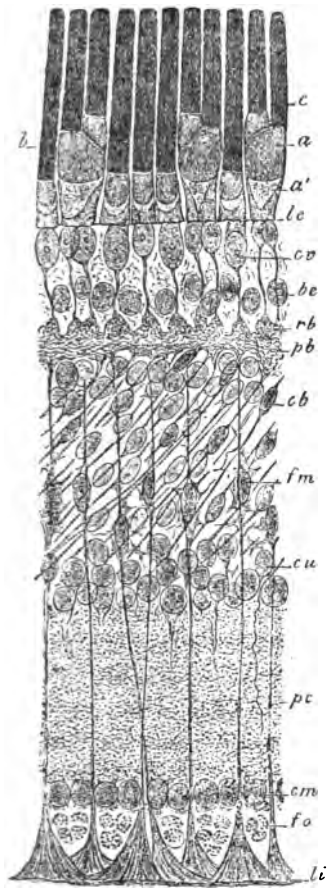


Fig. 54.

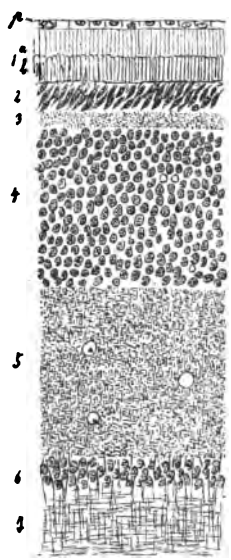


Fig. 55.

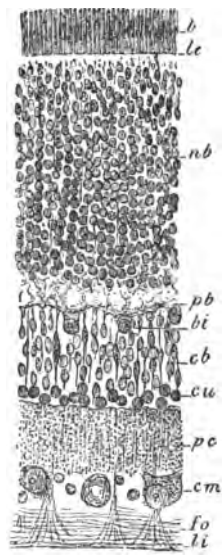


Fig. 56.

Fig. 54. Retina des *Gecko communis*. b Aussenglieder der Stäbchen. c Aussenglieder der Doppelstäbchen. a Schaltkörper. a' Nebenkörper. le Limitans externa. cv Körper der Sehzellen. be äussere Basalzellen. rb Basalanschwellung. pb Basalplexus. cb bipolare Zellen. fm Stützzellen. cu unipolare Zellen. pc Cerebralplexus. cm multipolare Zellen. fo quergeschnittene Fasern des N. opticus. li Limitans interna (Ranvier).

Fig. 55. Senkrechter Schnitt durch die Retina des Falken (*Falco tinnunculus*), neben dem Eintritt des N. opticus. 1 Stäbchen und Zapfen, a Aussen-, b Innenglieder. 2 Kerne und Körper der Stäbchen- und Zapfenzellen. 3 Basalplexus. 4 äussere Ganglienzellenschicht. 5 Cerebralplexus. 6 innere Ganglienzellenschicht. 7 Nervenfasern. p Retinapigmentzellen (nur angedeutet). Dicke der Retina 0,23 mm, Länge der ganzen Stäbchenzelle 0,049 mm, des Stäbchens 0,028 mm.

Fig. 56. Retina der *Katze*. b Stäbchen. le Limitans externa. nb Kerne der Stäbchen. pb Basalplexus. bi innere Basalzellen. cb bipolare Zellen. cu unipolare Zellen. pc cerebraler Plexus. cm multipolare Zellen. fo Opticusfasern. li Limitans interna (Ranvier).

Bei den Fischen (Fig. 57) — um auf diese zurückzukommen — erscheint das sehr dünnwandige, immer schwarz pigmentirte, sichelförmige Organ als eine directe Fortsetzung des Capillarnetzes der Chorioidea

(*Esox lucius*). Dem entsprechend besteht der innere Theil desselben aus flächenhaft ausgebreiteten, sehr feinen Capillargefässen, begrenzt und umhüllt von einer anscheinend homogenen Lamelle, in welcher Kerne wahrzunehmen sind. Die äusserste Lage bildet eine Art von unregelmässigem Epithel, aus kubischen oder länglichen Pigmentzellen bestehend. Die Lamelle tritt mit den Capillaren aus der Chorioidea ein, das pigmentirte Epithel aber scheint mir eine directe Fortsetzung des Pigmentepithels der Retina zu sein, dessen Zellen nach der Eintrittstelle des Processus zu immer kleiner werden und dabei aus der verticalen Lage in die horizontale übergehen.

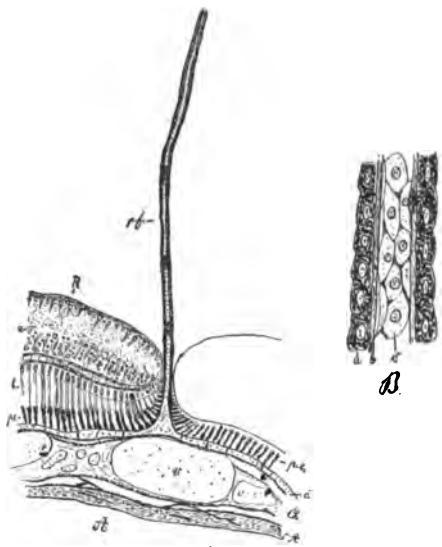


Fig. 57.

A. Querschnitt durch die Retina und den Processus falciformis des Hechtes (*Esox lucius*). R Retina, a Ganglion, b Sehzellen, pe Pigmentepithel. Ch Chorioidea, c Capillarschicht derselben. v Querschnitte grösserer Gefässe. A Argentea, von Pigmentzellen durchzogen. pf Querschnitt des Processus falciformis. — *B*. Theil eines Querschnittes des Processus falciformis. a Epithelschicht desselben. b Stützlamelle (Basalmembran?). c Capillaren, ausgefüllt von Blutkörperchen. Die Höhe des Processus beträgt 1,1 mm, seine Breite 0,028 mm. Die Höhe der Retina neben dem Processus 0,3 mm, neben dem Opticus 0,5 mm, die Länge der ganzen Stäbchenzelle 0,2 mm, des Aussengliedes 0,18 mm.

Die gefässreiche Membrana hyaloidea zieht über den Processus hinweg und liegt ihm ganz dicht an, so dass innerhalb der Retina das Pigmentepithel, ausserhalb derselben die Hyaloidea die äussere Hülle des Processus bildet.

Unter dem Processus falciformis verläuft in dem äusseren Theil der Chorioidea ein auffallend grosses Gefäss, dessen Richtung der Längsachse des Processus entspricht; die Abbildung zeigt es daher im Querschnitt.

Die bei den Fischen niedrige und einfach sichelförmige Bildung des Processus falciformis erreicht bei den Vögeln (Fig. 49 und 50) eine viel grössere Ausdehnung, indem der Kamm (Pecten), eine an sich glattwandige Lamelle, in eine Anzahl von dicht aneinander liegenden zickzackförmigen Windungen gelegt ist, wie dies Fig. 58, ein Schnitt, parallel der Grundfläche, durch den Kamm des Storches, zeigt. Die so entstandenen Falten sind an der Basis des Kammes am breitesten und werden nach der freien Kante zu schmaler, so dass der Kamm, von der schmalen Seite gesehen, in vielen oder vielleicht den meisten Fällen die Form eines mit der Schneide in die Höhe gestellten Keiles

hat. Von der Breitseite gleicht er bald einem breiten und stumpfen Kegel, bald einem Trapez, da die freie Kante immer kürzer ist als die Basis. Die Grundlinie beschreibt natürlich einen Bogen, ent-

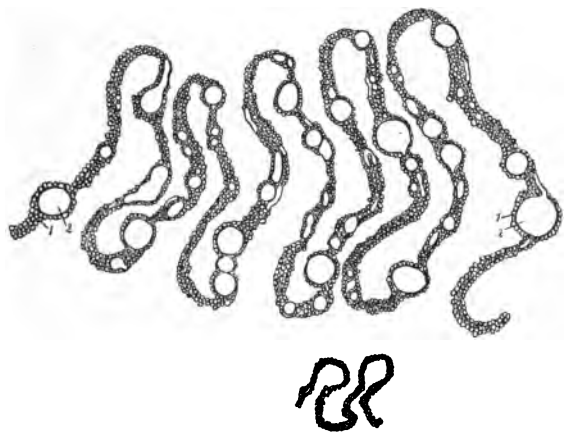


Fig. 58.
Querschnitt durch einen Theil des Pecten des Storches (*Ciconia alba*) und (darunter) einer Eule, (*Surnia*) bei gleicher Vergrösserung. Die grösste Breite des Kammes beträgt bei dem Storch 2 mm, bei der Eule 0,5 mm.

sprechend der Krümmung der Innenfläche des Bulbus. Die Anzahl der Zickzackwindungen (Falten) ist sehr verschieden und scheint für die Systematik kaum verwendbar zu sein; immerhin würde es sich wohl lohnen, eine grössere Menge von verwandten Gattungen darauf hin zu untersuchen. Sie schwankt zwischen fünf Falten bei der *Eule*, dem *Kasuar*, der *Nachtigall*, sieben bei dem *Ziegenmelker* (*Caprimulgus*), 9—12 bei Wasservögeln und dreissig bei der *Krähe*; in der Regel sind es sechzehn Falten. Es macht z. B. der Kamm einer kleinen Eule (*Surnia passerina*) 7 Windungen und misst bei 4 mm Höhe an der Basis 5 mm und an der Kante etwas über 3 mm in die Länge, bei einer Breite von 1,5 mm an der Basis: der des *Storches* hat 14 Windungen, wobei der dem Opticuseintritt zunächstliegende Theil der Lamelle auf die Länge von 1,5 mm ungefaltet ist, und seine Länge beträgt an der Basis 13,5, an der Kante 8,5 mm, bei einer Höhe von 7,5 mm am höchsten Punkt; sein Quermesser nahe der Basis 2 mm, etwas unterhalb der Kante 1 mm. Die Kante selbst läuft in eine Schneide aus. Der Kamm das Storches steigt zunächst rasch in die Höhe, dann allmählicher bis zum Gipfelpunkt und senkt sich nach der anderen Seite hin in gleicher Weise. In einem anderen Falle, bei dem Thurmfalken (*Falco tinnunculus*) betrug die Zahl der Windungen 16, die Höhe 3 mm am Anfange des Kammes (Opticuseintritt) und

4 mm am Ende, bei 6,5 mm Länge und 0,75 mm Quermesser an der Basis. Die flach abgeschnittene Kante verläuft wie bei *Surnia* in gerader Steigung von dem Anfang zum Ende des Kammes[1]).

Während in diesen Fällen die Basis des Kammes einem langen und schmalen Rechtecke glich und die Breitseiten als ebene, wenig gegen einander geneigte Flächen betrachtet werden konnten, bildet der Kamm des Strausses (*Struthio Camelus*) einen relativ sehr grossen, schiefen Kegel mit elliptischer Basis, deren grösste Länge und Breite 15 mm und 10 mm, dessen Höhe 31,5 mm beträgt. Die Spitze des Kegels, in welcher die Falten zusammengefasst sind, ist abgestumpft, ungefähr 3 mm lang und 2 mm breit. Die Zickzackwindungen des Kammes sind zum Theil in der Medianebene desselben mit einander verwachsen, wodurch diese grosse Lamelle mehr Halt bekommt und sich auch die abweichende Gestalt des Organes erklärt.

Wie Quer- und Längsschnitte zeigen, besteht der Pecten ausser einem geringen Theil von Bindegewebe und Nerven nur aus Blutgefässen, welche dicht aneinander liegend und umeinander gewunden von der Basis nach der Spitze zu aufsteigen. Bei der Eule sind es

Fig. 59.

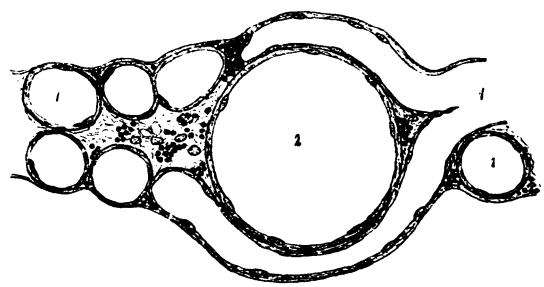


Fig. 60.

Theile des in Fig. 58 abgebildeten Querschnittes vom Pecten des *Storches* bei stärkerer Vergrösserung.
Fig. 59. Ein grösseres Gefäss umgeben von den verticalen Capillaren.
Fig. 60. Ein grösseres Blutgefäss von einer horizontal verlaufenden Capillare umfasst. Die schwarzen Punkte entsprechen den Pigmentkörnern.

fast nur Capillaren und dazwischen wenige etwas grössere Gefässe, bei dem Storch erinnert die Anordnung der Blutgefässe etwas an diejenige in den Kiemen mancher Muscheln, indem hier in grosser Anzahl weite, senkrechtstehende Gefässe vorhanden sind, welche von vertical und stellenweise auch von horizontal verlaufenden Capillaren

[1]) Die Maasse sind bei *Falk* und *Storch* noch nicht ganz ausgewachsenen Thieren entnommen.

umsponnen werden. Die Wandungen der Capillaren wie der grösseren Gefässe bestehen aus verhältnissmässig sehr dickem Bindegewebe mit vielen eingelagerten, meist aber in das Lumen vorspringenden Kernen.

Das Pigment findet sich in grossen Körnern theils im Bindegewebe zwischen den Capillaren, theils an der Innenseite der feinen Membran, welche den Kamm nach aussen begrenzt und eine directe Fortsetzung der Membrana hyaloidea zu sein scheint; hier liegen die Pigmentkörner in kleinen Häufchen um die Kerne herum, während die Membran sonst frei von Pigment ist (Storch, Falke, Eule).

Um den Processus falciformis bei Fischen und Vögeln unverletzt zu erhalten, halbirt man das Auge mit einem Schnitt, welcher durch die beiden Augenwinkel geht.

Während bei den Fischen der Processus falciformis sich mit der Campanula an die Linse anheftet und durch die in der Campanula enthaltenen Muskelfasern einen Zug auf die Linse ausüben und so accomodirend wirken kann, fällt diese Aufgabe bei den Vögeln hinweg, und der Kamm, welcher auch selten bis zur Linse reicht, wirkt nur als Ernährungsorgan des inneren Auges. Er erhält seine Blutgefässe nicht aus der Chorioidea, sondern aus den Gefässen des N. opticus und seiner Scheide.

Das Verständniss dieser nur den Fischen, Reptilien (mit Ausnahme der *Chelonier*) und Vögeln zukommenden Organe gibt uns die Entwicklungsgeschichte des Auges. Gleichzeitig mit der Einstülpung nämlich, durch welche die primitive Augenblase sich in einen mit der Mündung nach aussen gerichteten Becher verwandelt, erleidet sie auch von der unteren (ventralen) Seite her eine spaltförmige Einfaltung, durch welche Spalte mesodermale Elemente, Bindegewebszellen und Gefässe, in den Augenbecher hineinwuchern. Aus den Bindegewebszellen entsteht der Glaskörper, während die Gefässe die Ernährung des Auges besorgen. Bei den Säugethieren schliesst sich die Spalte bald wieder grossentheils, bis auf eine kleine Stelle, die foetale Augenspalte, durch welche der Glaskörper noch mit dem äusseren Bindegewebe zusammenhängt, und später ganz, während die Retina sich wieder darüber vereinigt, so dass man nach der Geburt ausser der Eintrittstelle des Sehnerven keine Stelle in dem Gebiete der Retina findet, welche nicht von dem Sinnesepithel bedeckt wäre. In dem Auge der Fische, Reptilien und Vögel dagegen bleibt die Verbindung erhalten und die Retina auf eine kürzere oder längere Strecke hin unterbrochen, bei den Fischen nur durch den sehr schmalen Processus falciformis, bei den Vögeln durch einen dicken und breiten Wulst, welcher die Spalte ausfüllend als die Basis des Kammes sich

unter demselben hinzieht und einestheils aus senkrechten Bindegewebsfasern, anderntheils aus Nervenfasern des Opticus besteht, welche unter dem Kamme durch, sich kreuzend, in die Retina ausstrahlen. (Ausser bei der *Taube* und dem *Huhn* ist eine Kreuzung der Sehnervenfasern vor dem Eintritt in das Retinaganglion auch bei *Petromyzon* beobachtet.)

Entwicklung, dioptrischer Apparat und Hüllen des Auges.

Bis jetzt haben wir uns nur mit dem Theil des Auges beschäftigt, welcher dem Molluskenauge homolog ist, nämlich dem halbkugeligen Retinabecher; es erübrigt noch die Betrachtung der Theile, welche das Auge der Wirbelthiere zur Kugelgestalt ergänzen, des dioptrischen Apparates und der Hüllen des Auges. Beide sind auch schon bei den Mollusken vertreten, sehr unvollkommen bei den Gastropoden, hoch entwickelt bei deren — wenn auch ziemlich entfernten — Verwandten, den Cephalopoden.

Das Auge der Schnecken besitzt als Hülle nur eine dünne Schicht lockeren Bindegewebes, und sein dioptrischer Apparat besteht einfach darin, dass über dem Auge durchsichtiges Epithel liegt, der äussere Theil der Retina pigmentlos und durchsichtig eine Art Pupille darstellt, und die Höhlung des Auges von einem ziemlich dichten, lichtbrechenden Gallertkörper erfüllt ist. Anders bei den Cephalopoden. Hier treffen wir eine Linse, Iris, Cornea und Lider, dem Anscheine nach ähnlich denen der Wirbelthiere. In Wirklichkeit sind sie aber schwer mit denselben in Beziehung zu bringen, denn wenn auch, wie bei der Linse und der Iris, in beiden Fällen diese Organe aus ectodermalen und mesodermalen Elementen aufgebaut sind, so ist doch die Art ihrer Entstehung eine ganz andere, so dass sie nur als den gleichbenannten Organen der Wirbelthiere analoge Bildungen betrachtet werden können.

Eine schematische Darstellung der ersten Entwicklungsstadien des Auges habe ich schon im Anfange dieses Abschnittes gegeben[1]) (Tafel, C). Hier muss ich noch erwähnen, dass die verschiedenen Familien der Wirbelthiere in Einzelheiten natürlich mehr oder weniger von diesem Schema abweichen. Das Gehirn entsteht bekanntlich, indem an dem vorderen Ende der Rückenfurche gleichzeitig mit dem Verschlusse derselben Erweiterungen stattfinden, die zur Bildung der sogenannten

[1]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.

F. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. Jena 1881.

Balfour und Parker, On the Development of Lepidosteus. Philos. Trans. Roy. Soc. London 1882. Vol 173.

Hirnblasen führen. Die Wandung der ersten Blase, aus welcher sich die Augenblasen bilden, ist bei den Vögeln Anfangs noch durch eine kleine Spalte mit dem Ectoderm in Verbindung und folglich demselben zugehörig und die erste Anlage des Vorderhirns sind eben diese primären Augenblasen; erst später entwickelt sich durch Auswachsen des zwischen ihnen gelegenen Theiles das Vorderhirn selbst.

Viel klarer liegen die Verhältnisse bei den Säugethieren (Kaninchen, Hund), wo die Augenblasen, lang bevor Rückenfurche und Hirnrohr sich schliessen, als Einstülpungen des Ectoderms entstehen und sogar anfänglich noch an der oberen Seite offen sind. Falls man übrigens bei den Vögeln nicht nur die schon deutlichen Blasen als Augenanlage betrachtet, sondern die ersten seitlichen Ausbuchtungen des ganz offenen Vorderhirns als solche gelten lässt, würde zwischen der Augenbildung bei den Vögeln und den Säugern kein wesentlicher Unterschied bestehen.

Nachdem sich die Anlagen der Augenblasen geschlossen haben und mit einander vereinigt die erste Gehirnblase bilden, werden sie durch die mächtige Entwicklung des medianen Theils dieser Blase, welcher das Vorderhirn bildet, zur Seite und etwas zurück gedrängt und schnüren sich stärker von der Hirnblase ab, so dass sie nur noch durch einen hohlen Stiel mit derselben zusammenhängen. Auf diese Weise ändern sie ihre Stellung und kommen seitwärts zu liegen, so dass ihre ursprünglich nach innen gerichtete Wand dem Ectoderm anliegt. Jetzt erfolgt die schon erwähnte Einstülpung und Bildung des aus zwei Lamellen bestehenden Augenbechers; das innere Blatt desselben nimmt zuerst durch Verlängerung seiner Zellen an Dicke zu, dann folgt starke Vermehrung der Zellen und Sonderung derselben in die Schicht der Sehzellen und des Retinaganglion. Die Stäbchen und Zapfen beginnen sich schon sehr frühe zu entwickeln und wachsen nach der Geburt des Thieres (*Axolotl*) noch bedeutend, während die Retina in der postembryonalen Zeit nur um wenig an Dicke zunimmt. Die Vergrösserung in dieser Richtung wird hauptsächlich der Entwicklung der Markschicht zuzuschreiben sein, die bei dem eben ausgeschlüpften Thiere noch sehr wenig entwickelt ist. Die Hauptrichtung ihrer zu der Zeit noch sehr deutlichen Fasern geht parallel mit der Fläche der Retina.

Bei Amphibien (*Axolotl*) ist die Retina des eben ausgeschlüpften Thieres neben dem Eintritt des Opticus 0,12 mm dick, wovon 0,018 mm auf die Stäbchen kommen, während bei dem nahezu erwachsenen Thiere die Dicke der Retina 0,16 mm beträgt, wovon die Länge der Stäbchen 0,038 mm beträgt; letztere sind also um das zweifache länger

und auch bedeutend dicker geworden. Bei Säugethieren ist die Netzhaut des Erwachsenen ungefähr um 4,5 mal dicker als bei jungen Embryonen.

Das äussere Blatt des Bechers bleibt einschichtig und seine Zellen wandeln sich in die Pigmentzellen des Pigmentepithels um. Ein Abschnitt des Bechers, der am Rande liegende, nimmt an diesen Veränderungen nicht Theil; hier entwickeln sich die Zellen beider Blätter zu gewöhnlichen pigmentirten Cylinderzellen, und beide Lamellen wachsen nach der Achse des Bechers zu, bis sie die Linse erreichen. Diese hat sich gleichzeitig mit der Bildung des Augenbechers von dem Ectoderm in Gestalt einer ovalen Blase abgelöst, entweder als offene Einstülpung des Ectoderms, oder nur (Amphibien, Knochenfische) von der unteren Schichte desselben ausgehend und durch die Epidermisschicht nach aussen abgeschlossen. Nach ihrer Trennung von dem Ectoderm wird sie massiv und mehr oder weniger kugelförmig, indem die Zellen ihrer centralen Wand lang auswachsen, die der distalen klein bleiben und sich als Epithel der Linse um diese herumziehen (vgl. auch für diese Vorgänge Fig. 43).

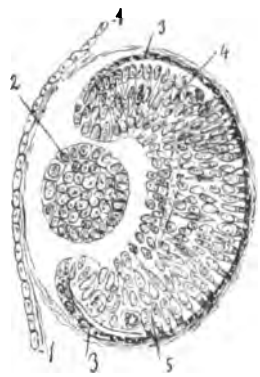


Fig. 61.
Querschnitt des Auges eines kürzlich ausgeschlüpften *Axolotl* (Siredon pisciformis). Durchmesser des Auges: 0,32 : 0,38 mm. (Carrière, Archiv f. mikroskop. Anatomie 1884 Bd. 24.) Das Corneaepithel wurde von dem Zeichner zu schematisch wiedergegeben. 1 Cornea. 2 Linse. 4 Retina. 3 Retinapigment. Die langen, spindelförmigen Zellen in der Retina sind junge Stützzellen.

So liegt die Linse gerade mitten vor dem Augenbecher, rings eingefasst von dem umgebogenen Rande desselben, der sich hinter der Linse in Falten legt (Ciliarfalten) und über sie wegwachsend als Iris ihre vordere Fläche mit Ausnahme des centralen Theiles bedeckt. Auf diese Weise entsteht das Epithel der Ciliarfortsätze und der inneren Fläche der Iris, und wir haben somit in dem Rand der Pupille die sehr verengte Oeffnung des Augenbechers zu erkennen (vgl. Fig. 48).

Dieses Epithel wird als Uvea bezeichnet und aus der Art seiner Entwicklung folgt, dass es aus zwei Zellenlagen gebildet wird, welche in manchen Fällen bei erwachsenen Thieren sowohl an den Ciliarfortsätzen als auch an der Innenseite der Iris nachzuweisen sind (*Lepidosternum microcephalum* und vollkommen deutlich bei *Hippocampus*); hier zieht über dem niedrigeren Pigmentepithel ein cylindrisches pigmentloses Epithel sich als Fortsetzung der Sinneszellen vom Rande der Retina bis zu dem der Pupille hin.

Meistens sind aber bei erwachsenen Wirbelthieren nur auf dem Ciliartheile die beiden Zellschichten sichtbar, während an der Iris die Lage, welche die Fortsetzung des Pigmentepithels bildet, sich in flache spindelförmige Zellen umwandelt, und die oberflächliche Schicht (Fortsetzung der Retinalamelle) sich mit Pigment füllt, so dass die flache Schicht nun leicht der Beobachtung entgeht.

Iris und Ciliarkörper besitzen bei den Fischen nur geringe Muskulatur, doch lässt sich ein Sphincter und Dilatator Iridis, aus glatten Muskelfasern bestehend, nachweisen; die Iris reagirt wenig auf Lichtreize, und die Accommodation, welche bei höheren Thieren eine Aufgabe des Ciliarmuskels ist, kann bei den Fischen durch die Campanula und den Processus besorgt werden. Die Unterseite des corpus ciliare ist hier mit Ausnahme der Ganoiden und Plagiostomen glatt.

Die höheren Thiere, bei welchen die Iris als Regulator des einfallenden Lichtes und der Ciliarkörper als Accomodationsapparat wirken, zeigen beide stärker entwickelt. Die Iris der Amphibien enthält lange, spindelförmige Muskelfasern, bei den Batrachiern in kugeligen Zellen gelbes Pigment, welches dem Rand der Pupille die goldglänzende Färbung verleiht. Die Form der Pupille, bei den Fischen rund, queroval oder quergespalten (*Squatina*), ist bei den Raniden kreisförmig, bei *Pelobates* ein verticaler, bei *Bufo* ein horizontaler Spalt. Der Ciliarkörper trägt bei den ungeschwänzten Amphibien auf der Rückseite zahlreiche radiäre Falten, und ist mit der Sclera durch einen kleinen Muskel (an Stelle des Ligamentum pectinatum) verbunden.

Reptilien und Vögel besitzen eine viel stärker ausgebildete Muskulatur, welche aus quergestreiften Muskelfasern besteht. Bei den Reptilien unterscheidet man einen nicht sehr breiten, aber dicken Sphincter, und einen aus isolirten Fibrillen und dünnen Fasern bestehenden Dilatator Iridis, sowie den Ciliarmuskel. An diesem sind trotz seiner Kleinheit schon bei *Lacerta agilis* die drei Abtheilungen zu unterscheiden, in welche er bei den Vögeln, wo er unter allen Vertebraten am stärksten ist, zerfällt.

Die Unterseite des Ciliarkörpers der Reptilien zeigt nur geringe Unebenheiten, an dem der Vögel sind die Falten oft sehr zahlreich (*Falco*), aber auch sehr niedrig. Auch die Irismuskulatur ist bei den Vögeln sehr gut entwickelt und ebenso das als Ligamentum pectinatum bekannte Netzwerk elastischer Fasern. Iris- und Ciliarmuskel bestehen bei den Säugethieren wie bei den Fischen und Amphibien nur aus glatten Elementen, der Ciliarmuskel enthält ausser den Längs-

auch Ringfasern. Wie die Wirkung dieses Muskels auf die Linse, die Accomodation, zu erklären sei, lässt sich kurz folgendermaassen ausdrücken (Wiedersheim): Die Linse der Säugethiere hat im ruhenden Auge nicht diejenige Gestalt, welche dem Gleichgewicht ihrer elastischen Kräfte entspricht, sondern ist durch eine von der Zonula Zinnii ausgehende, radiäre Spannung nach dem Rande zu gedehnt und dem entsprechend in der Richtung von vorne nach hinten abgeplattet. Indem der von der Sclero-Cornealgrenze entspringende Ciliarmuskel durch seine Zusammenziehung die Ora serrata dem Rande der Cornea nähert (vgl. Fig. 36), wird die radiäre Spannung der Zonula Zinnii nachlassen, und die Linse sich stärker wölben, indem sie sich ihrer natürlichen Gleichgewichtsfigur nähert. Dadurch accommodirt sich die Linse zum Sehen in die Nähe, während bei Fischen und Amphibien das Auge für gewöhnlich in die Nähe eingestellt ist.

Der Sehnerv der Säugethiere enthält ausser den feinen Gefässen, welche in den Scheiden der zahlreichen Nervenbündel verlaufen, in seiner Achse eine Arterie und eine Vene, Arteria und Vena centralis retinae, welche mit dem Nerven in das Auge eintreten und sich von der Papille optici aus in der Retina verbreiten.

Die Erklärung dieses Verhältnisses hängt mit der Beantwortung der Frage zusammen, wie es kommt, dass der Sehnerv mit Durchbohrung des Pigmentepithels und der Retina an die Basis der Sehzellen antritt.

Beides beruht darauf, dass die ventrale Einfaltung der embryonalen Augenblase sich nicht allein auf diese, sondern auch auf einen Theil des Stieles, welcher sie mit der Gehirnwand verbindet, erstreckt. Der röhrenförmige Stiel wird dadurch auf eine kürzere oder längere Strecke in eine doppelwandige Rinne verwandelt, deren untere Wand mit dem zur Retina werdenden inneren Blatte des Augenbechers zusammenhängt.

Mit dem Schlusse der fötalen Augenspalte vereinigen sich auch die Ränder der Rinne mit einander, die einmal hergestellte Verbindung des Augenstieles mit dem Retinablatte des Augenbechers bleibt bestehen, und auch der Theil des Stieles, welcher mit dem Pigmentblatte zusammenhing, vereinigt sich nach dem Schwinden der Höhlung zwischen Pigment- und Retinablatte mit letzterem [1]).

Gleichzeitig wird der hohle Augenstiel auf seine ganze Länge durch Wucherung der Zellen seiner Wände solid; während dieses Vor-

[1]) Einfache Wachsmodelle, die man sich leicht selbst kneten kann und an denen man diese Vorgänge darstellt, erleichtern hier wie bei den früheren Entwicklungsstadien des Auges das Verständniss derselben mehr als alle Zeichnungen.

ganges, und solange der Stiel noch hohl ist, wachsen aus dem Gehirnganglion des Opticus (Thalamus opticus), und zwar aus dem der entgegengesetzten Körperseite, feine Nervenfasern in den Augenstiel ein und durch ihn hindurch bis an die Retina. Die radiär und reihenweise angeordneten Zellen des soliden Stieles wandeln sich in ein Gerüst um, welches die Nervenfasern umhüllt und stützt, später aber fast ganz von einem ähnlichen Fachwerke aus mesodermalen Elementen verdrängt wird, welche die Scheiden der Nervenbündel bilden.

Während bei den Fischen, Reptilien und Vögeln nur durch den fötalen Augenspalt Gefässe in das Auge eintreten, welche den Processus falciformis und Pecten bilden, und die Ernährung der Retina hauptsächlich diesen und den Gefässen der Membrana hyaloidea überlassen ist, tritt bei den Säugethieren dicht an dem Augenstiel, in der von ihm gebildeten Rinne, eine Arterie in das Auge ein, welche bei dem Verwachsen der Rinne in derselben eingeschlossen wird und auf diese Weise in das Centrum des N. Opticus gelangt. Nachträglich entsteht dann neben ihr das rückführende Gefäss, die Vena centralis retinae.

Die äussere Wandung des Augapfels, die Sclera, ist eine rein mesodermale Bildung, in welcher die Bindesubstanz entweder nur als Bindegewebsfasern- und Lamellen, oder ausserdem auch in Form von Knorpel und Knochen auftreten kann. Es gibt übrigens keine Klasse der Wirbelthiere, in welcher ausschliesslich die eine oder nur die andere Art der Bindesubstanz vorhanden wäre. Wie bei den Fischen in vielen Gattungen reiner Knorpel, in anderen (*Hecht*) Knorpel und Knochen zusammen, ersterer direct in den letzteren übergehend, vorkommt, so finden sich bei den Amphibien Formen mit rein fibröser oder knorpeliger Sclera. Während die Batrachier eine Knorpelkapsel besitzen, fehlt den Salamandrinen eine solche mit Ausnahme von *Siredon* (und deshalb wahrscheinlich auch von *Amblystoma*) und *Triton*, wogegen sie unter den Ichthyoideen bei *Proteus*, *Menopoma* und *Cryptobranchus* nachgewiesen ist. Häufig sind die Knorpelzellen pigmentirt. Diese Schale aus hyalinem Knorpel ist am dicksten am inneren Pole des Auges, nach aussen zu nimmt sie schneller oder langsamer an Dicke und Anzahl der Zellenanlagen ab und geht gegen die Cornea hin in faseriges Bindegewebe über. In Bezug auf den Bau des Scleralknorpels ist zu bemerken, dass er in hyaliner Grundsubstanz bei Fischen, Amphibien und Reptilien relativ wenige, bei den Vögeln sehr zahlreiche und dichtgedrängte Zellen enthält.

Unter den Reptilien trifft man eine rein fibröse Sclera bei den Ophidiern; den Crocodiliern wird ein Knochenring zugeschrieben, die

Saurier und Chelonier stimmen darin mit den Vögeln überein, dass der hintere Theil des Bulbus von einer Knorpelschale, der vordere

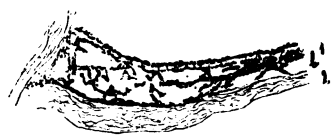


Fig. 62.

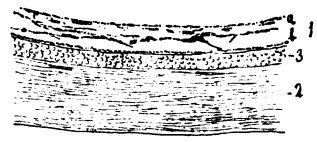


Fig. 63.

Fig. 62. Senkrechter Schnitt durch die Sclera und Chorioidea von *Triton cristatus*, neben dem N. opticus. 1 Chorioidea, a innere capillare, b äussere Gefässschichte. 2 Bindegewebe der Sclera.

Fig. 63. Senkrechter Schnitt durch die Sclera und Chorioidea von *Falco tinnunculus*. 1 Die beiden Schichten der Chorioidea. 2 Bindegewebe, 2 Knorpel der Sclera.

von Knochenplättchen umgeben wird. Dieser Knorpel ist bei *Chamaeleon* auf eine kleine Platte um den Nerveneintritt herum reducirt. Zwischen dem Rand der Knorpelschale und der Cornea besteht die Sclera aus Bindegewebe, in welches (Saurier) Knochenplättchen eingelagert sind, die mit ihren verbreiterten Enden sich dachziegelartig decken, während zwischen den schmaleren Stielen, welche eben noch den Knorpel berühren, Lücken frei bleiben. Diese Lamellen sind so dünn, dass der hintere Theil des Stieles nur von einer einzigen Lage Knochenkörperchen gebildet wird. Aehnlich ist der Knochenring der Chelonier und Vögel, bei welch letzteren die Zahl der Knochenplatten zwischen 12 und 30 schwankt. Am stärksten entwickelt ist er bei den Eulen.

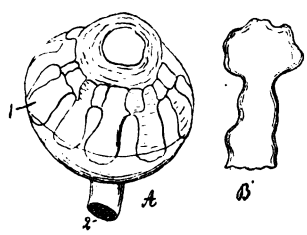


Fig. 64.
A Auge von *Lacerta viridis* mit Knochenring (Leydig). 1 Knochenplättchen. 2 Nervus opticus. B isolirtes Knochenplättchen.

Unter den Säugethieren sind nur die *Monotremen* mit einer knorpeligen Sclera versehen, in allen anderen Fällen ist sie rein fibrös; ihre Dicke schwankt sowohl nach den Ordnungen als auch an einzelnen Stellen derselben Sclera. Ganz besonders mächtig ist ihr hinterer Abschnitt bei dem *Wale* entwickelt. Als Ursache, weshalb die Säugethiere (mit einer Ausnahme) nur eine bindegewebige Sclera besitzen, ist wohl einfach die viel geschütztere Lage des Auges in dem Schädel derselben anzusehen.

Nach aussen zu geht die Sclera in den bindegewebigen (mittleren) Theil der Cornea über. Die Grenze von Sclera und Cornea ist immer deutlich, da erstere undurchsichtig, letztere durchsichtig ist. Das Gewebe der Sclera greift über den Rand der Cornea vor, und die Grenze

beider ist besonders bei den Vögeln scharf gezogen, obwohl die Fasern und Gefässe beider Gewebe in unmittelbarem Zusammenhange stehen. Abgesehen von *Ammocoetes*, dessen Cornea von der unveränderten Epidermis und dem subcutanen Bindegewebe gebildet wird, indem unter die dicke Lage fibrillären Gewebes, welches unter der Epidermis hinzieht, noch netzförmiges Bindegewebe tritt und den Raum zwischen ersterem und dem Auge ausfüllt, besteht die Cornea bei allen anderen Wirbelthieren zunächst aus dem Epithel, welches sich von der Epidermis des Körpers dadurch unterscheidet, dass es einen embryonalen Charakter bewahrt, nicht verhornt und weder Schleim- noch Drüsenzellen in ihm vorhanden sind; ebenso fehlen über die Oberfläche hervorragende Cuticularbildungen. Bei *Hippocampus* hat das Epithel nur zwei Zellschichten, darunter eine mächtige Lage von Bindegewebslamellen, deren innerste dichtere Schicht wohl der Membrana Descemeti entspricht. Begrenzt wird sie nach innen von einem Endothel aus platten Zellen, welches sich über das Gewebe des Ligamentum pectinatum auf die Iris erstreckt und deren Oberseite bis zum Rande der Pupille bekleidet. Das Epithel der Amphibien besteht bei *Salamandra* auch nur aus zwei Zellenlagen, im Allgemeinen aber gleich dem der übrigen Wirbelthiere aus mehreren Schichten, deren unterste mehr oder weniger cylindrisch ist. — In den höheren Klassen ist die Membrana Descemeti stärker entwickelt; sie wird hier als eine Cuticularbildung des sie bedeckenden Endothels betrachtet oder als ein Ueberrest aus einem frühen Entwicklungsstadium der Cornea. Nachdem sich nämlich die Linse von dem Epithel getrennt hat, findet vom Rande her zwischen Linse und Epithel eine Ausscheidung von Intercellularsubstanz statt, in welche dann erst Mesodermzellen einwandern und die Hornhautlamellen bilden. Die von solchen Zellen freie innerste Lage der Intercellularsubstanz wäre dann die Membrana Descemeti. Bei *Siredon* scheint mir der Vorgang ein etwas anderer zu sein, indem zunächst eine einfache Schicht von Mesodermzellen zwischen Linse und Cornea auftritt, aus welcher dann der bindegewebige Theil der Cornea durch Vermehrung der Zellen und Ausscheiden von Zwischensubstanz entsteht. Ich konnte hier auch keine Membrana Descemeti erkennen. Diese letztere einfachere Art der Entwicklung wird von vielen Seiten auch für die höheren Thiere angenommen. — Auf die weiteren histologischen Einzelheiten der dioptrischen Organe glaube ich hier nicht eingehen zu dürfen und verweise für dieselben auf die Specialarbeiten.

Ebenso werde ich mich kurz fassen können über die Hilfsorgane des Auges, als welche wir die Lider und die Drüsen zu betrachten haben, da die Eingangs erwähnten Lehrbücher der vergleichenden Anatomie

auch diese in ausführlicher Weise behandeln. Die Augenlider, welche wir schon bei einigen Cephalopoden als eine das Auge ringförmig umgebende Falte des Epithels kennen lernten, entwickeln sich in ähnlicher Weise bei den Wirbelthieren. Die Fische besitzen ebensolche Falten, aber ohne Muskulatur und unbeweglich; auch die Lider der Amphibien, Reptilien und Vögel sind nicht viel höher entwickelt. Das Lid der Amphibien ist eine Hautfalte, deren Innenseite sich von der Aussenseite zunächst durch das Fehlen der grossen Drüsen, dann durch das niedrigere und unverhornte Epithel unterscheidet, in welchem kleine Schleimzellen liegen. Unter den Reptilien besitzt das *Chamaeleon* ein ringförmiges Augenlid, ganz ähnlich dem der Octopoden, während sonst allgemein ein oberes und unteres Lid unterschieden werden kann. Ausser diesem findet sich bei den Selachiern, sowie bei den landlebenden Wirbelthieren als drittes Lid die Nickhaut, eine Falte der Conjunctiva, welche bei Anuren,

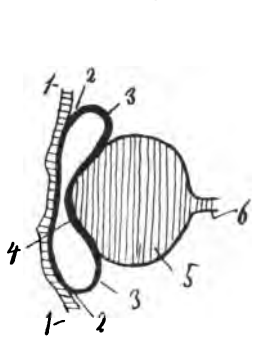


Fig. 65.

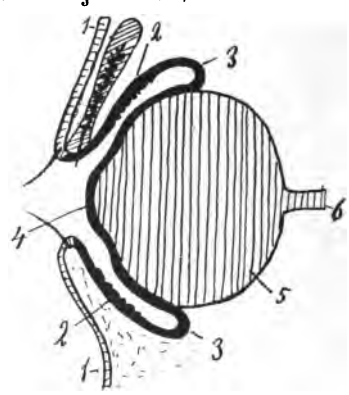


Fig. 66.

Fig. 65. Senkrechter Durchschnitt eines Schlangenauges.
Fig. 66. Senkrechter Durchschnitt eines Säugethierauges, beide in schematischer Darstellung (Wiedersheim). 1 äussere Haut der Augenlider. 2 innere Haut derselben (Conjunctiva). 3 Fornix Conjunctivae. 4 Cornea. 5 Bulbus. 6 Nervus opticus.

Amphibien und Vögeln so stark entwickelt ist, dass sie über das ganze äussere Auge weggezogen werden kann. Ihre Bewegung wird bei Reptilien und Vögeln durch zwei Muskeln, M. quadratus und pyramidalis, vermittelt. Die Nickhaut der Säugethiere dagegen ist auf eine Falte im inneren Augenwinkel reducirt und enthält eine knorpelige Einlage, welche, bei dem Affen noch vorhanden, bei dem Menschen nur ausnahmsweise gefunden wird. Das obere Lid enthält bei niederen Wirbelthieren zuweilen eine knöcherne oder knorpelige, bei den Säugethieren regelmässig eine knorpelige, flache Einlage, den Lidknorpel.

Bei den Schlangen und Ascaloboten verwächst das obere Augenlid mit dem unteren, so dass die Conjunctiva einen platten, vor dem

Auge liegenden Sack (die sogenannte »Brille«) bildet, über welchen die durchsichtige glatte Oberhaut wegzieht; so kommt es, dass die »Cornea«, das heisst eben die uhrglasförmig gewölbte Oberhaut, mit jeder Häutung abgeworfen wird. Die wirkliche Cornea kommt hier nicht mit der Aussenwelt in Berührung, ist gegen Luft und Feuchtigkeit abgeschlossen. Das Epithel der Cornea wird bei den Wasserthieren durch das äussere Medium selbst feucht erhalten, bei den Landthieren sind verschiedene Drüsen vorhanden, welche diesen Zweck erfüllen. Die eine, die Harder'sche Drüse, steht in directer Beziehung zu der Nickhaut, ist dieser entsprechend entwickelt und kommt allen Landvertebraten zu, mit Ausnahme der Urodelen, der Affen und des Menschen. Die zweite Form, die Meibom'schen Drüsen, sind den Säugethieren eigenthümlich und im Augenlid gelegen, häufig in dessen Knorpel eingeschlossen, und münden am freien Lidrande aus. Sie liefern ein öliges, die Harder'sche Drüse ein schleimiges Secret.

Die Thränendrüse mit wässerigem Secret ist den auf dem Land lebenden Wirbelthieren mit Ausnahme der Amphibien eigen und liegt in dem äusseren Augenwinkel.

Das unpaare Auge der **Ascidienlarven**[1]) liegt an der Grenze der oberen und hinteren Wand der Gehirnblase, schräg nach unten und rechts gerichtet und ist aus dem lichtbrechenden Apparat und der Retina zusammengesetzt. Letztere besteht aus grossen prismatischen, beziehungsweise pyramidenförmigen Zellen, welche einen Theil der Gehirnwand bilden und radiär nach innen gestellt sind. Ihre freien Enden sind von einer undurchsichtigen Pigmentmasse umgeben, welche nach hinten convex, am freien Rande gerade abgeschnitten oder eben ist und wahrscheinlich den percipirenden Apparat (Stäbchen) einschliesst. Der lichtbrechende Theil des Organes zerfällt in drei Theile, welche aber nicht bei jeder Lage des Thieres zugleich sichtbar sind, sowie auch das Bild des ganzen Auges je nach der Ansicht von verschiedenen Seiten wechselt, indem es mehr oder weniger von der nächsten Umgebung verdeckt wird. Zu äusserst findet sich ein convex-concaver Meniscus, welcher von der an seinen Rand sich ansetzenden inneren Cuticula der Gehirnblase getragen wird, dann

[1]) A. Kowalewsky, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1871 Bd. 7.

C. Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1872 Bd. 8.

eine kugelige oder eiförmige Linse, welche einerseits in die Retina eingesenkt ist, andererseits in die Concavität des Meniscus hineinpasst, und ein kleiner kugeliger Kern im Centrum der Linse.

Auffallend an diesem Auge ist erstens sein Vorkommen in der Einzahl und zweitens seine Lage. Für letztere gibt die Entwicklungsgeschichte desselben eine ebenso vollständige als überraschende Er-

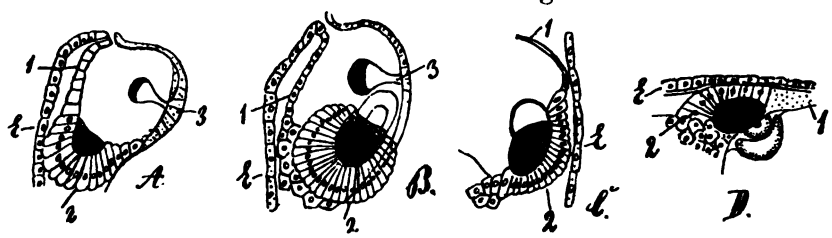


Fig. 67.

A—C Augen der Larven von *Ascidia mammilata*. A Einer aus dem Ei ausschlüpfenden Larve, 1:375 (Kowalewsky). B Einer zwei Tage lang freischwimmenden Larve von der Seite. C Derselben Larve, von oben gesehen, 1:375 (Kowalewsky). D Auge einer Larve von *Ascidia mentula*, von rechts gesehen (Kupffer), 1:600. E Epithel. 1 Wand der Hirnblase. 2 Auge. 3 Gehörorgan.

klärung: es bildet sich wie alle Sehorgane aus Ektodermzellen, aber nicht unmittelbar an der Körperoberfläche, sondern gleich dem Wirbelthierauge in einer Einsenkung des Ektoderms, aus welcher das Centralnervensystem hervorgeht, und kommt so in die Gehirnwandung zu liegen. — Das Epithel der Rückenfurche des jungen Embryo schliesst sich zu einem Rohre (dem späteren Centralnervensystem), dessen vorderer Theil aus ziemlich grossen, polyedrischen Zellen gebildet und zu einer Blase, der Gehirnblase erweitert ist. In der dorsalen Wand dieser Blase vergrössert sich eine Gruppe von Zellen bedeutend, setzt sich mehr von der Blase ab und bildet eine Art Wulst, dessen nach innen gewandte Seite concav ausgehöhlt ist; gleichzeitig tritt in den distalen Enden der Zellen Pigment auf. Die Augenanlage zieht sich dann mehr in die Länge, aber die Linse ist noch nicht zu erkennen, wenn die Retinazellen und das Pigment schon stark entwickelt sind.

Für die Einzahl der Augenanlage dagegen, wodurch sich die Ascidien von allen Mollusken, den Arthropoden und Wirbelthieren unterscheiden, ist noch keine Erklärung gefunden; denn wo bis jetzt unpaare Larvenaugen bei diesen Thieren untersucht wurden, zeigten sie sich aus der Verschmelzung von zwei oder mehreren Augen entstanden. Nur der den Ascidien sehr nahe stehende *Amphioxus* besitzt gleichfalls einen unpaaren Pigmentfleck auf dem Vorderende des Körpers.

Abgesehen von der unpaaren und einseitigen Anlage lässt sich das Ascidienauge nach seiner Entwicklung und örtlichen Lage nur mit dem embryonalen Wirbelthierauge zusammenstellen, aber der Vergleich

einzig für ganz frühe Stadien des letzteren durchführen. Es kommt ja nicht zu der vollständigen Bildung und Abschnürung einer Augenblase, sondern das Auge bleibt in dieser Beziehung auf der Stufe eines Patella- oder Quallenauges (*Lizzia*) stehen, und es tritt auch keine Veränderung in der Richtung ein, aus welcher die percipirenden Organe die Lichtstrahlen erhalten. Die Lage der Sehzellen, mit der Basis dicht an der Körperoberfläche, wäre hierfür allerdings sehr günstig, es lässt sich aber nach der Ausbildung des dioptrischen Apparates ein solcher Wechsel nicht annehmen. Das Auge der Ascidienlarve würde also auf einem Stadium beharren, welches der frühesten Anlage des Wirbelthierauges (Tafel, C[1]) entspräche. — Diese Auffassung dürfte ihre Gültigkeit behalten, ob man mit Lankester für die Abstammung des Wirbelthierauges von dem der Ascidienlarven eintritt, mit Balfour das Ascidienauge für eine verkümmerte Form des Wirbelthierauges ansieht, oder beide als von einander unabhängige Bildungen betrachtet.

Den eigenthümlichen Umstand, dass die Augen der Wirbelthiere und Ascidien nicht von der Körperoberfläche, sondern von der Seitenwand der Gehirnanlage aus sich einstülpen, glaube ich mit Balfour daraus ableiten zu können, dass bei diesen Thieren der Theil des Ektoderms, aus welchem sich die Augenanlage bildet, mit in den Bereich der Gehirneinstülpung gezogen wurde.

Das Larvenauge der sesshaften Ascidien wird später zurückgebildet, bei den freischwimmenden Ascidiencolonien (*Pyrosoma*) bleibt es wie bei den Salpen erhalten; in letzterer Klasse ist das Auge höher entwickelt als bei den Ascidien, von birnförmiger oder kugeliger Gestalt, braunroth pigmentirt und mit stäbchenartigen Bildungen versehen.

VI. Coelenteraten. Echinodermen. Lamellibranchiaten.

Zwischen die Augen nach dem Typus der Camera obscura und die Fächeraugen der *Arthropoden* schiebe ich die Beschreibung von Organen ein, welche nur einzelnen Abtheilungen und Familien der *Coelenteraten*, *Echinodermen* und *Lamellibranchiaten* zukommend als Sehorgane bezeichnet werden, und theils an den einen, theils an den anderen der beiden Haupttypen erinnern, ohne in den meisten Fällen sich geradezu denselben einreihen zu lassen.

Ich hatte die Augen des ersteren Typus mit der Sehgrube von Patella eingeleitet, und dargelegt, wie man sich die Entstehung derselben aus den Epithelzellen der Körperoberfläche zu denken habe. Die Bildung eines Sinnesorganes aus den im Epithel zerstreuten Sinneszellen ist noch viel deutlicher bei den tiefer stehenden Coelenteraten

und Echinodermen. Ich konnte aber mit den Sehorganen dieser Thiere meine Darstellung nicht anfangen, da es mir mehr darauf ankam, die Entwicklung eines Sinnesorganes in einer Thiergruppe zu zeigen, als Aehnliches aus nicht verwandten Gruppen zusammenzustellen.

Bei Coelenteraten und Echinodermen kommen im Epithel nur zwei Zellformen vor, die sich ziemlich genau von einander unterscheiden lassen. Einmal sogenannte indifferente Zellen (Stützzellen, Epithelzellen), welche natürlich von verschiedener Länge, aber im Allgemeinen cylindrisch (prismatisch, palissadenförmig) sind, wenigstens an dem peripheren Theile; der centrale (unterhalb des Kernes) ist häufig in einen feinen Fortsatz ausgezogen oder auch breit abgestutzt.

Die andere Art wird von den Sinneszellen gebildet, welche da, wo der Kern liegt, am dicksten sind, während das periphere Ende gleichmässig oder conisch verdünnt ist und oft eine Cuticularbildung in Gestalt einer kleinen Borste oder eines Kegels auf der Spitze trägt. Der centrale Theil der Zelle ist fadenförmig und steht, wie dies öfters festgestellt wurde, mit dem Fortsatze einer Ganglienzelle oder einer Nervenfaser in Verbindung.

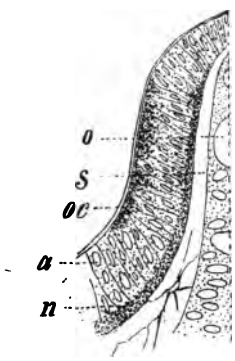
Es genügt somit eine Anhäufung solcher Sinneszellen an einem Platze, um eine Körperstelle mit gesteigerter Empfindlichkeit, oder ein Sinnesorgan zu bilden. Dabei ist auffallend, dass — mit Ausnahme eines Organes, des Sinneshügels der Fische und Amphibien, in welchem die Stützzellen als Mantel um die im Centrum gelegenen Sinneszellen herumstehen — immer die Anordnung besteht, dass sich zwei benachbarte Sinneszellen nicht berühren, sondern durch eine Stützzelle getrennt sind. Diese Einrichtung ist sicher von Wichtigkeit für die Bestimmtheit und Genauigkeit einer Sinneswahrnehmung, indem die Sinneszellen dadurch isolirt werden, und jede nur auf die ihr allein von aussen gewordene Reizung hin die Erregung der Nervenfaser veranlassen kann. So finden wir es bei Geschmacks- und Geruchsorganen, besonders aber im Sinnesepithel von Ohr und Auge. Bei letzterem ist zum Abhalten des Seitenlichtes immer Pigment vorhanden, welches entweder in den Sinneszellen oder den Stützzellen, oder, wenn wir gleich auch die Arthropoden berücksichtigen wollen, in mesodermalen Pigmentzellen enthalten sein kann, die sich zwischen diejenigen Theile, welche die Sinnesempfindung vermitteln, einschieben.

Von den Coelenteraten [1]) sind es nur die freibeweglichen, bei welchen man Lichtempfindungsorgane gefunden hat, nicht als allgemeinen Besitz, sondern nur einzelnen Gruppen zukommend. Die ein-

[1]) Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria Wien 1877.
Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

fachste Form der Ocellen, wie sie unter den Craspedoten (Schleierquallen) bei *Oceania*, unter den Acraspeden bei *Aurelia aurita* gefunden werden, ist die eines kleinen Pigmentfleckes im Epithel, welcher aus fadenförmigen Sinneszellen besteht, deren jede von pigmentirten Epithelzellen eingehüllt wird (Fig. 68 bis 70). Die Oberfläche eines solchen Augenfleckes ist bei ersterer eben, bei letzterer concav, in beiden Fällen ist das Organ nicht scharf umgrenzt, sondern geht allmählich in das gewöhnliche Epithel über. Das Pigment der Augenflecke und Ocellen ist nach den Arten verschieden, roth, rothbraun oder schwarz.

Eine höhere Stufe nimmt der Ocellus von *Lizzia Köllikeri*, einer Schleierqualle, ein; das niedrige Epithel erhebt sich hier zu einem



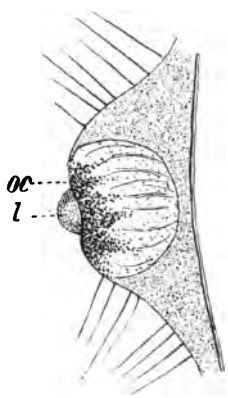


Fig. 68. Fig. 69. Fig. 70.

Fig. 68. Sehgrube von *Aurelia aurita*.
Fig. 69. Ocell von *Lizzia Köllikeri*.
Fig. 70. Sehzellen (se) und Pigmentzellen (p) aus dem Ocell von *Oceania conica*. a Sinnesepithel. l Linse. n Nervenstrang. o Otolith. oc Ocellus. s Stützlamelle (Hertwig).

kleinen, steilen Hügel, welcher das Sehorgan umgibt, und dieses ist von dem Epithel abgegrenzt, so dass es als kugelförmiger Körper isolirt werden kann. Die Bestandtheile desselben sind die gleichen wie in den Sehflecken der *Oceania*, als neues Element findet sich eine kleine, schwach biconvexe Scheibe, welche als Verdickung der Cuticula des Epithels über dem Ocellus, zum Theil in ihn eingebettet, liegt. In der als Ocellaten bezeichneten Gruppe der Craspedoten sind diese beiden Typen weit verbreitet; sie stehen immer auf der Basis der Tentakel, und zwar auf der Seite, welche beim ruhigen Schwimmen (Schweben) nach aussen gerichtet ist, also bei den *Bouginvilliden* (*Lizzia*) auf der inneren, sonst auf der äusseren. Pigmentflecke ohne Linse besitzen ausser den genannten: *Syncoryne*, *Corymospis*, *Turris*,

Bouginvillia etc., mit Linse: *Cladonema*, *Clavatella*, *Eleutheria*, während eine immerhin grosse Anzahl von Medusen der Ocellatengruppe der Ocellen ganz entbehrt.

Nicht an den Tentakeln, sondern zwischen denselben, auf einem in zwei vorspringenden Lappen (Sinnesläppchen) eingesenkten Zäpfchen liegen die Sinnesorgane der schleierlosen Quallen, der Acraspeden. Dieses Zäpfchen birgt in seiner Spitze das Gehörorgan, in seinem Epithel liegt der Ocellus an der Stelle, wo dasselbe die grösste Dicke erreicht. Sein histologischer Bau stimmt für die Pigmentflecke (*Aurelia*) wie für Ocellen mit Linsen (*Nausithoë*) mit dem der Ocellaten überein, so dass ich mich gleich zu den wenigen Fällen wenden kann, wo statt des einen Ocellus mehrere an einem Sinneskörper vorhanden sind. — In den Randkörpern von *Charybdea marsupialis*[1]) liegen regelmässig sechs Augen, wovon die zwei grössten einen lichtbrechenden, kugeligen Körper enthalten, welcher den vier kleineren Augenflecken fehlt. Ihrem Bau nach stehen die grösseren Organe mit den Ocellen der anderen Quallen in keinem directen Zusammenhang, und ich kann sie unter den Wirbellosen nur mit den »Augen« von Pecten vergleichen, welche ähnlich complicirte Verhältnisse darbieten. Ich freue mich, nach Serien von (ca. 0,01 mm) dünnen Sagittal- und Querschnitten durch den Randkörper die Angaben von Claus bestätigen zu können, und folge deshalb im Wesentlichen seiner Darstellung. Die kleineren Augen dagegen, welche paarig beiderseits von den Linsenaugen liegen, scheinen mit den Sehorganen der Ocellaten übereinzustimmen bis auf die Form: sie stellen hohle Einstülpungen des Epithels dar, deren Hohlraum eine Gallertsubstanz enthält. Die beiden grösseren der vier Seitenaugen sind taschenförmig, flach, reichen tief in den Randkörper hinein und sind leicht gekrümmt; ihr Gallertkörper färbt sich mit Ueberosmiumsäure grauschwarz und zerfällt in kleine vieleckige Stücke. Ueber den Retinazellen dieser Augen liegt eine dünne, hyaline Schicht, welche durch Ueberosmiumsäure nicht geschwärzt wird, und die Zellen des Bodens sind nicht pigmentirt. Das kleinere Paar Seitenaugen ist mehr kugelig, mit einem eiförmigen Lumen und enger Oeffnung. Die beiden mit Linsen versehenen Augen liegen zwischen den 2 Paaren der Seiten-

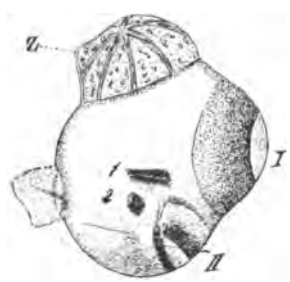


Fig. 71.
Randkörper von *Charybdea marsupialis*, von der Seite gesehen (Claus), (Länge 0,7 — 0,8 mm). I grosses, II kleines Linsenauge. 1, 2 die beiden Sehgruben (Ocellen) der einen Seite. Z Otolith.

[1]) Claus, Ueber Charybdea marsupialis. Arbeiten aus dem zoologischen Institut Wien. 1878 Bd. 1.

augen über einander, so dass das grössere am höchsten steht, schon dem unbewaffneten Auge auffallend durch die grosse, stark vorgewölbte Linse. Ueber diese weg zieht als Cornea das Epithel des Randkörpers, indem es im Bereiche des Auges aus Cylinderzellen in dünne plattenförmige Zellen übergeht.

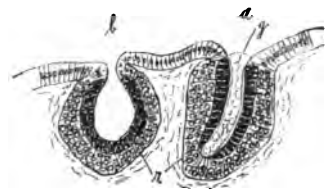


Fig. 72.
Längsschnitt durch die beiden Ocellen einer Seite des Randkörpers von *Charybdea marsupialis*. a taschenförmige, b eiförmige Sehgrube. g Gallertkörper. r Retinazellen. a: Tiefe 0,15 mm, Breite 0,1 mm, Breite des Lumens 0,02 mm.

Die Retina ist napfförmig, am Boden am dicksten, an den Seiten nach dem Rande zu schnell dünner werdend. Der Rand greift etwas auf die Oberfläche der Linse über und besteht aus sehr dunkel pigmentirten Stützzellen, während Sinneszellen hier fehlen, so dass man ihn als eine Art Iris bezeichnen kann. Die histologischen Elemente der Retina sind die gleichen wie bei den übrigen mit Augenflecken versehenen Quallen, Pigment- (Stütz-) Zellen und lange spindelförmige Sinneszellen.

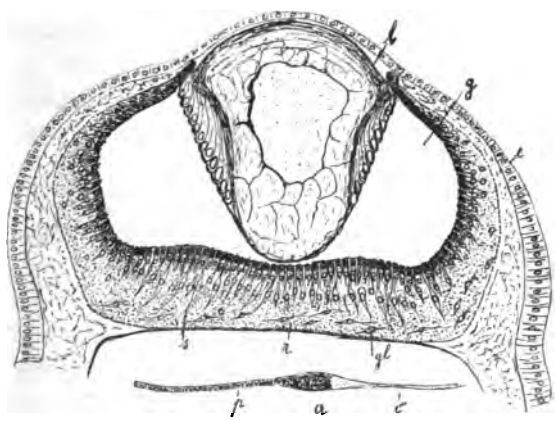


Fig. 73.
Querschnitt durch das grosse Linsenauge von *Charybdea marsupialis*. Durchmesser 0,28 : 0,43 mm, Länge einer Sinneszelle 0,07 mm. e Epithel des Randkörpers. g Gallerte («Glaskörper»). gl Ganglienzellen. l Linse. r Retina. s Sinneszellen (Sehzellen). a eine Sehzelle, stärker vergrössert; c centrales, p peripheres Ende. Bei a liegt unter dem Pigment der Kern.

Die ganze Innenseite der Retina wird von den palissadenförmigen Pigmentzellen gebildet; die Sinneszellen reichen mit ihrem peripheren Fortsatze zwischen den Pigmentzellen durch und endigen auf gleicher Höhe mit diesen, während ihre Kerne tiefer liegen als das centrale Ende der Stützzellen. An der Seitenwand des Augenbechers sind die äusseren Enden der Sehzellen kürzer, in dem Bodentheile der Retina aber länger ausgezogen, so dass hier die Kerne der Sinneszellen

eine gesonderte Reihe unter denen der Stützzellen bilden; auch die centralen Enden der Sehzellen sind in der Fasermasse, welche sie umgibt, weit zu verfolgen. Eigenthümlicher Weise sind die peripheren Fortsätze der meisten Sinneszellen vom Ende bis zu dem bauchigen Theil der Zelle, in welchem der Kern liegt, mit denselben gelbbraunen Pigmentkörnchen besetzt, mit denen die Stützzellen erfüllt sind. Dies ist vielleicht individuell bei dem von mir untersuchten Thiere, da Claus nichts davon erwähnt.

Unter den Sinneszellen liegen auch hier Ganglienzellen in der Nervenfaserschicht.

Die Linse zeigt auf Quer- und Längsschnitten des Auges dieselbe Gestalt — nach aussen convex gewölbt ragt sie kegelförmig in den Augenbecher hinein und reicht bis zur Retina. Man kann an ihr einen stark cuticularisirten inneren Theil unterscheiden, und einen äusseren weicheren, der anscheinend aus kernhaltigen Zellen besteht, die zu Fasern (Lamellen?) ausgezogen sind. Eine feinkörnige Linsenkapsel konnte ich nicht deutlich erkennen, es ist das aber wohl etwas nebensächliches und sie mag in anderen Fällen deutlicher sein. Das Centrum der Linse fand ich immer hohl, von einem feinen Gerinnsel erfüllt. Zwischen Linse und Retina liegt, den Augenbecher ausfüllend, eine Gallertmasse, die durch Ueberosmiumsäure blasig erstarrt; auf

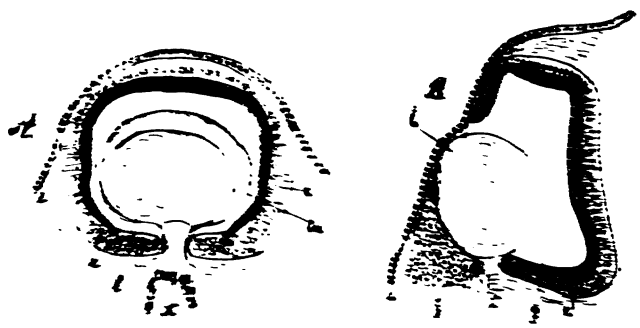


Fig. 7.

A Querschnitt. B Längsschnitt durch das kleine Linsenauge von *Charybdea marsupialis*. e Epithel des Randkörpers. g Glaskörper. l Linse. lk Linsenkapsel. r Retina. s Linsenstiel. z grosse Zellen zwischen Linse und Epithel. B Durchmesser 0,16 : 0,23 mm; Länge einer Retinazelle 0,035 mm.

der Zeichnung ist sie nicht wiedergegeben. — Leider mangelt noch die Antwort auf die Frage nach der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Theile dieses so hochstehenden Auges, und damit auch jeder Anhalt zum Verständniss desselben. — Bedeutend kleiner ist das nach dem Stiele des Randkörpers zu gelegene zweite Linsenauge, dessen Retina die gleichen Bestandtheile wie die des ersten Auges besitzt, während die Linse den

zelligen Bau weniger deutlich erkennen lässt. In den von mir untersuchten Randkörpern besitzt die Retina dieselbe eckige Gestalt wie in der Abbildung bei Claus, welche am stärksten an Längsschnitten hervortritt (Fig. 74B). Die Linse ist unregelmässig eiförmig und berührt nur mit einem ganz kleinen Segment das Epithel des Randkörpers (»die Cornea«); ihre übrige ausserhalb des Retinabechers befindliche Oberfläche wird von grossen Zellen (z) begrenzt, die zwischen sie und das Epithel eingeschoben sind. Durch die innere (centrale) Wand der Retina tritt eine cylindrische Stütze an die Linse heran, welche, soweit sie mit Retina und Linse in Berührung kommt, anscheinend von Cuticularmasse gebildet oder überzogen wird, in ihrem sonstigen Verlaufe eine kurze, hohle, von Zellen gebildete Fortsetzung der unter dem Auge gelegenen Wand des Gefässraumes ist. (Fig. 74 A und B^x.) Die Pigmentschicht der Retina geht nicht bis zu der Eintrittstelle der Stütze, sondern diese ist von unpigmentirten Zellen umgeben. — Die Bedeutung des Divertikels, und die Ursache des Zusammenhanges der Linse mit der Gefässwand sind unbekannt.

Die Organe, welchen man bei den Echinodermen [1]) eine Lichtempfindung zuschreibt, sind bis jetzt nur von den Seesternen (*Solaster*, *Asteracanthion*) bekannt und liegen hier in grösserer Anzahl auf einem Wulste des am Ende eines jeden Armes befindlichen Tentakels. Bei schwächerer Vergrösserung erscheinen sie als rothe Punkte und ihre Anzahl wächst mit dem Alter des Thieres. Jedes sogenannte Auge besteht aus einer kegelförmigen Einsenkung von Epithelzellen, welche mit ihrem peripheren Ende nach dem schmalen Lumen des Kegels zu gestellt sind. Die Basis des Kegels ist nach aussen gerichtet, die Cuticula zieht über dieselbe, häufig etwas gewölbt, hinweg. Dieselben histologischen Elemente, wie in dem Epithel, sind auch hier zu unterscheiden, Sinneszellen und Stützzellen. Erstere sind in ihrem vorderen Theile palissadenförmig und Träger des rothen Farbstoffes, doch finden sich auch pigmentlose Sinneszellen von ähnlichem Bau in den Sehgruben. Auffallend und sonst meines Wissens bei keinem

Fig. 75.
Sagittaler Längsschnitt durch einen Augenträger von *Asteracanthion*. 1 unterstes der sechs durch den Schnitt getroffenen Augen. Länge des Augenträgers: 0,5 mm; Durchmesser eines Auges 0,07 : 0,12 mm.

[1]) Hamann, Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1883 Bd. 39. Nervensystem und Sinnesorgane der Echinodermen.

Haeckel, Ueber die Augen und Nerven der Seesterne. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1860 Bd. 10.

anderen Sehorgane beobachtet ist die Löslichkeit dieses Pigmentes in Alkohol. Ueberosmium-Chrom- und Essigsäure verändern es nicht; bringt man aber die gehärteten Objecte in Alkohol, so wird die Farbe vollkommen ausgezogen, und an solchen Präparaten erscheint, wie auch meine Abbildung zeigt, der ganze im Leben pigmentirte Theil des Auges durchsichtig.

Seit langer Zeit werden den Lamellibranchiaten Augen zugeschrieben [2]); wenn diese Thiere Lichtsinnesorgane besitzen, so ist

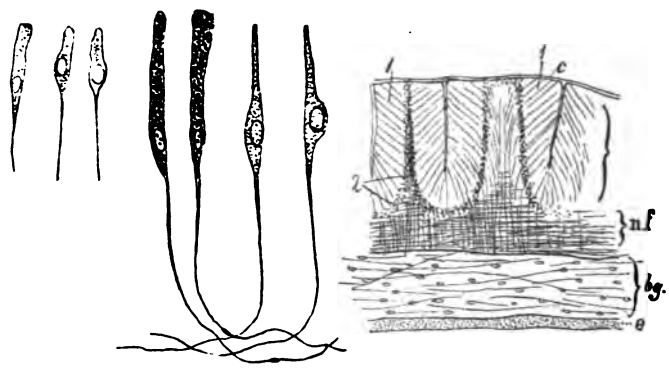


Fig. 76.

Auge von *Asteracanthion rubens* (nach Hamann). Links drei Epithelzellen, dann zwei (rothpigmentirte) Sehzellen und zwei pigmentlose Sinneszellen des Auges. Rechts: Senkrechter Schnitt durch drei neben einander liegende Sehgruben. 1 äussere Enden der Sehzellen, 2 Kerne derselben. bg Bindegewebe. nf Nervenfasern. c Cuticula.

auch der Ort gegeben, wo dieselben zu suchen sind. Bei den Quallen und den Echinodermen fanden wir sie an der äussersten Peripherie des Körpers stehend, am Rande und an der Spitze der Tentakel. Warum gerade da, lässt sich nicht sagen, denn bei diesen Thieren hätten sie an anderen Plätzen eben so gut entstehen können. Anders bei den Lamellibranchiaten. Hier sieht gewöhnlich nur der Mantelrand oder die Mündung der Athemröhren (Sipho) etwas aus der Schale hervor, und nur hier konnten sich Organe der Lichtempfindung entwickeln. Von dieser Anschauung mehr oder weniger bewusst geleitet, erklärte man schon frühzeitig kugelige oder pigmentirte Organe des Mantelrandes für Augen.

Lange, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Asteriden. Morpholog. Jahrbuch 1876 Bd. 2.

[2]) Bronn, Klassen und Ordnungen 1862 Bd. 3 Abth. 1, wo auch die ältere Literatur berücksichtigt ist.

Schon vor vierzig Jahren wurden als solche pigmentirte Erhabenheiten beschrieben, welche in grosser Anzahl am Mantelrande liegen sollten. So von der Auster, *Ostrea edulis*, von *Anomia*, wo sie gelb oder braun, ungefähr 20 in jeder Mantelhälfte sässen, ferner von *Spondylus*, *Pecten*, *Tridacna*, *Lima*, *Arca Noae*, *Pectunculus pilosus*.

Eine Anzahl Muscheln lebt beständig im Sand oder Schlamm vergraben, so dass nur die Enden der verlängerten Siphonen hervorragen. Hier könnten nur an diesen Sehorgane vorhanden sein, und sollen sich da auch zwischen den Tentakeln, mit welchen die Mündung des Athemsipho besetzt ist, finden. So bei *Cardium*, *Tellina*, *Mactra*, *Venus*, *Solen*, *Pholas*. — Letzteres Vorkommen ist bis jetzt noch nicht bestätigt worden — vielleicht weil noch Niemand sich der Mühe einer umfassenden Nachuntersuchung unterzog. In einzelnen Fällen liegt auch ein Irrthum vor, wie bei *Cardium*. Will sagt von *Cardium edule* und *tuberculatum*: »An jedem der fadenförmigen Tentakel sitzt an der Spitze oder etwas unterhalb derselben ein einstülpbares Auge. Das Tapetum glänzt so stark, dass ein Stück der Athemröhre unter dem Mikroskop mit nichts passender zu vergleichen ist, als mit dem gestirnten Himmel«.

Ich hatte Gelegenheit, dies bei lebenden *Cardium echinatum* und anderen Species zu prüfen. Die Tentakel erscheinen hier gegen die Spitze hin mit einer grösseren Anzahl metallisch glänzender Punkte besetzt, während die einstülpbare Spitze selbst mit einer röthlichen Masse erfüllt ist. Bei starker Vergrösserung sieht man in und hinter der Spitze eine beträchtliche Anzahl ovaler Körper (länglicher Zellen), welche bei durchfallendem Lichte theils gelblich (die Mehrzahl), theils violett gefärbt sind; die violetten geben vermuthlich der Spitze das röthliche Ansehen. Bei auffallendem Lichte leuchten alle diese Zellen lebhaft mit metallischem Glanze und rechtfertigen so den Ausdruck Will's vollkommen. Augen jedoch sind es nicht und deshalb kann ich an dieser Stelle keine eingehendere Beschreibung der leuchtenden Zellen des Epithels und der Tentakelspitze geben. Ich glaubte nun Leuchtorgane vor mir zu haben. Schliesst man aber das Licht gänzlich ab, so erlischt der Glanz, und es findet hier somit keine selbständige Lichtentwicklung statt.

Auch Leydig konnte das Vorhandensein von Augen an der Basis der Tentakel anderer Muscheln nicht bestätigen.

Ebenso sind die Organe des Mantelrandes zum Theil irrthümlich als Augen angesprochen worden. So sollten die »Augen« von *Pinna* gelblich braune, kurz gestielte Kügelchen von $^1/_2$ — $^3/_4$''' im Durchmesser sein, 40 in jeder Mantelhälfte eines $1^1/_2$' langen Thieres, in

denen bei völliger geschlossener Pupille die Iris einen Spalt bilde, welcher mit der Längsachse der Muschel parallel läuft.

Ich konnte keine lebenden *Pinna* von mehr als 16 cm Schalenlänge erhalten; bei diesen fand ich den Mantelrand mit kurzen, kugeligen, farblosen Hervorragungen von 0,5—1 mm Durchmesser und 1,5—2,5 mm gegenseitigem Abstand besetzt, welche an dem freien Pol einen weissen elliptischen Ring als Rand einer rundlichen oder länglichen spaltförmigen Vertiefung besassen. Auf einer Mantelhälfte zählte ich 90 solcher Organe. Soweit stimmen meine Beobachtungen mit den früheren Angaben; die mikroskopische Untersuchung ergab indess, dass wir es hier zwar mit sehr eigenthümlichen Organen zu thun haben, aber nicht mit Augen. Diese Knöpfchen bestehen innen aus sehr lückenreicher Bindesubstanz, aussen aus dem Köperepithel, dessen Zellen auf der Oberseite sehr hoch werden und vollkommen mit einer Masse gefüllt sind, welche bei Einwirkung von Pikrin-Schwefelsäure in Tropfen herausquillt, von Ueberosmiumsäure und Goldchlorid in den Zellen zu graugelben, beziehungsweise röthlichen Cylindern erstarrt.

Fig. 77.
Ein Stück vom Mantelrande einer *Pinna* mit drei sogenannten »Augen« (1), schwach vergrössert.

Dagegen bestätigt sich das Vorkommen von Organen, welchen wir eine Lichtempfindung zuschreiben können, bei *Pectunculus* und *Arca*, sowie bei *Pecten* und *Spondylus*.

Die Augen von *Arca Noae* sind gleich denen von *Pectunculus pilosus* und *glycimeris* wenig verschiedene Formen eines Typus, den wir sonst nur bei den Arthropoden finden, des fächerförmigen Auges. Sie sitzen bei *Pectunculus* auf der Kante der inneren Mantelfalte als kleine, kugelige, dunkelbraune Pigmentflecke in Abständen von ungefähr 0,5 mm, bei *Arca Noae* stehen auf dem gleichen Körpertheile dichtgedrängt kleine, schwarzbraune, halbkugelige Erhebungen, am hinteren Rande des Mantels grösser und weiter von einander entfernt, ca. 13 auf eine Länge von 2 cm.

Diese Organe bestehen aus einer kleinen Anzahl grosser Zellen von der Form langgezogener Kegel, die Spitze nach innen (ventral) gerichtet; daraus, dass sie ohne Zwischenfüllung an einander gelagert sind, folgt die kugelige Gestalt des Organs. Das Pigment ist in der Peripherie der Zellen abgelagert, und umgibt wie ein Mantel den Zellkörper, die Kerne liegen in der äusseren Hälfte der Zellen. Bei *Pectunculus glycimeris* ist der Cuticularsaum ziemlich dick und die Aussenfläche jeder Zelle gewölbt; das Organ hebt sich durch seine Farbe scharf von der hier unpigmentirten Falte des Mantels ab.

Die Sehzellen von *Arca* sind grösser, das ganze Organ höher entwickelt. Denn jede Zelle besitzt eine Linse, gebildet von ihrem Cuticularsaum, welcher nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen

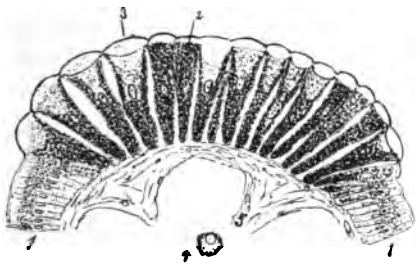


Fig. 78.

Fig. 79.

Fig. 78. Senkrechter Schnitt durch ein Auge von *Arca Noae*. 1 Epithel des Mantelrandes. 2 Sehzelle tangential, 3 Sehzelle median getroffen. 4 Sehzelle im Querschnitt. 5 Bindegewebs- und Nervenfasern. Durchmesser des Auges 0,2 mm, Länge der Sehzellen 0,06 mm.

Fig. 79. Senkrechter Schnitt durch ein Auge von *Pectunculus glycimeris*. 1 Epithel. 2 Sehzelle. 3 Bindesubstanz- und Nervenfasern. 4 Drei Sehzellen im Querschnitt, in zweien die Kerne getroffen. Durchmesser des Auges 0,15 mm, Länge der Sehzellen 0,056 mm.

convex gewölbt ist. Da der Pigmentmantel diese Linse noch zum Theil umgibt, ist sie nur ganz sichtbar an Zellen, deren Pigment durch den Schnitt abgeschält wurde; hier hebt sich dann die Substanz dieser Cuticularlinse durch Lichtbrechungsvermögen und das Verhalten gegen Farbstoffe deutlich von dem anders gefärbten Zellkörper ab.

Die Zellen, welche den Sinneskörper bilden, sind nicht scharf gegen das Epithel des Mantels abgegrenzt, sondern gehen durch lange und schmale Zwischenformen in die Cylinderzellen desselben über, so dass diese Sinnesorgane von *Arca* und *Pectunculus* zu den schönsten Beispielen für die Entstehung von Sinnesorganen aus Epithelzellen gehören.

Die Augen von *Pecten*[1]) und *Spondylus* sitzen ebenfalls auf dem Mantelrand; die gleiche Lage ist aber auch das Einzige, was sie mit den eben beschriebenen Sinnesorganen von *Arca* und *Pectunculus* gemein haben, und wir kennen weder bei den Muscheln noch den Schnecken ein Sinnesorgan von ähnlich zusammengesetztem Bau.

Rings am Mantelrande von *Pecten* stehen in grosser Anzahl contractile Tentakel von verschiedener Länge, und zwischen diesen kürzere,

[1]) Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1865 Bd. 15. Zoologischer Anzeiger 1878 Bd. 1.

Hickson, J. Sidney, The Eye of Pecten. Quarterly Journal of Microscopical Science 1880 vol. XX.

Hickson, The Eye of Spondylus. Quarterly Journal of Microscopical Science vol. XXII.

kugelige und gestielte Körper, welche durch einen lebhaften metallischen Glanz auffallen, die Augen.

Ausser diesem Glanze, welcher aus der an dem äusseren Pole des Organs gelegenen Pupille kommt, sind sie auch durch verschiedene lebhaftere oder mattere Farben in der Weise ausgezeichnet, dass um die Pupille herum ein breiter und unter diesem, nach dem Stiele zu, häufig noch ein meist schmaler, farbiger Ring liegt.

Der erste Ring ist bei *Pecten flexuosus* schmutzig grün, bei *P. varius* gelbgrün, bei *P. hygalinus* schwarz; bei *P. Jacobaeus* und *opercularis* schwankt bei verschiedenen Individuen derselben Species die Farbe zwischen graublau und dem Blau der Kornblume und Gentiane.

Der zweite Ring ist bei allen von mir untersuchten Arten roth; zinnoberroth bei *P. jacobaeus* und *opercularis*, blauroth bei *P. varius*.

Die Pupille leuchtet meist in zwei Farben, je nach der Stellung des Beobachters; sieht man von der Seite hinein, so wirkt das Pigment der Bulbuswand mit, von oben sehend erhält man das von dem Augenhintergrunde reflectirte Licht. So wechselt bei *P. Jacobaeus* die Farbe der Pupille zwischen einem röthlichen Schimmer und einem grünen Glanze, bei *P. opercularis* und *hyalinus* zwischen roth und hellem Glimmerglanz, bei *P. varius* zwischen tiefblau und einem metallischen blauen Glanze.

Der Stiel, auf welchem das Auge sitzt, ist farblos.

Die Zahl dieser Organe erscheint nach zwei Richtungen hin veränderlich; die Arten mit grossen Augen besitzen eine geringere Anzahl derselben als die mit kleinen, und bei allen Arten stehen in der oberen Mantelhälfte mehr Augen als in der unteren, welche durch den Ausschnitt für den Byssus kenntlich ist. Ausserdem schwankt die Menge der Augen nach der Grösse des Thieres, wobei das Verhältniss zwischen den Mantelhälften ziemlich gleich bleibt. Ich will hier einige Zahlen mittheilen.

Species	grösster Durchmesser der Schale	Mantelhälfte obere	Mantelhälfte untere	
P. Jacobaeus	6 cm	37	15	Augen
» »	6 »	28	19	»
P. varius	3,5 »	46	36	»
» »	3,0 »	37	34	»
» »	2,7 »	33	30	»
» »	2,2 »	34	31	»
P. opercularis	2,8 »	45	31	»
» »	2,7 »	32	30	»
P. flexuosus	1,4 »	36	18	»
» »	1,4 »	30	25	»

Species	grösster Durchmesser der Schale	Mantelhälfte obere	untere	
P. flexuosus	1,4 cm	28	24	Augen
P. inflexus	2,2 »	45	21	»
» »	1,9 »	43	19	»

Grosse Thiere haben also im Allgemeinen mehr Augen als kleinere derselben Art. Dieser Nachweis ist deshalb wichtig, weil daraus folgt, dass die »Augen« dieser Muscheln nicht nur zur Zeit der embryonalen Entwicklung, sondern auch bei dem erwachsenen Thiere noch beständig entstehen, und wir durch die genaue Untersuchung des Mantelrandes das Räthsel, welches diese Organe uns jetzt noch bieten, werden lösen können.

Das Auge von Pecten sitzt entweder scheinbar dem Mantelrande unmittelbar auf, wie bei *flexuosus* und *varius*, indem sein dünner Stiel in einer Vertiefung steht und nur der kugelige Theil sichtbar ist, oder es ragt auf einem dicken, farblosen, cylindrischen Stiel über den Rand des Mantels hervor. Letzteres ist auch bei *P. Jacobaeus*, welcher der folgenden Beschreibung zu Grunde liegt, der Fall.

Der Stiel ist mit einem Epithel von kurzen Cylinderzellen bekleidet, welche von Beginn des kugelförmigen Theiles (Bulbus) bis zur Cornea beständig höher werden; sie sind pigmentirt, doch so, dass der äussere Drittheil der Zelle frei von Farbstoff bleibt. An dem äusseren Pole des Auges sind die Epithelzellen pigmentlos und durchsichtig, und bilden so eine Cornea, deren Zellen bei *P. Jacobaeus* an dem Rande etwas niedriger, nach der Mitte zu höher sind als die pigmentirten Zellen der Umgebung. Die Corneazellen des *P. varius* dagegen sind bedeutend niedriger als die angrenzenden Epithelzellen, und die Cornea nicht convex, sondern flach, während bei einem jungen Pecten, wahrscheinlich *P. opercularis*, die Cornea stark gewölbt, wie die Spitze eines Eies, über den Bulbus hervortrat.

Die inneren Theile des Auges liegen in einer bindegewebigen Kapsel von knorpeliger Consistenz, welche sich noch als Fortsetzung der Gewebe des Augenstieles zwischen Corneaepithel und dem Auge hinzieht. Sie besteht aus langen, spindelförmigen Zellen mit länglichen Kernen, die beide an der Seitenwand der Kapsel sehr deutlich sind, gegen die Vorderwand zu aber undeutlich werden, indem zuerst die Umrisse der Zellen, dann die Kerne sich nicht mehr unterscheiden lassen, so dass der unter dem Corneaepithel gelegene Theil anscheinend homogen ist.

Die Kapsel ist häufig gleichmässig dick, zuweilen auch unregelmässig, wie bei dem abgebildeten Auge von *Pecten Jacobaeus*, wo sie

auch durch die kugelige Form gegenüber der sonst nicht seltenen ovalen ausgezeichet ist. In dem Auge selbst sind zwei Abtheilungen zu unterscheiden, eine vordere, in welcher der dioptrische Apparat liegt und eine hintere, welche die percipirenden Elemente enthält.

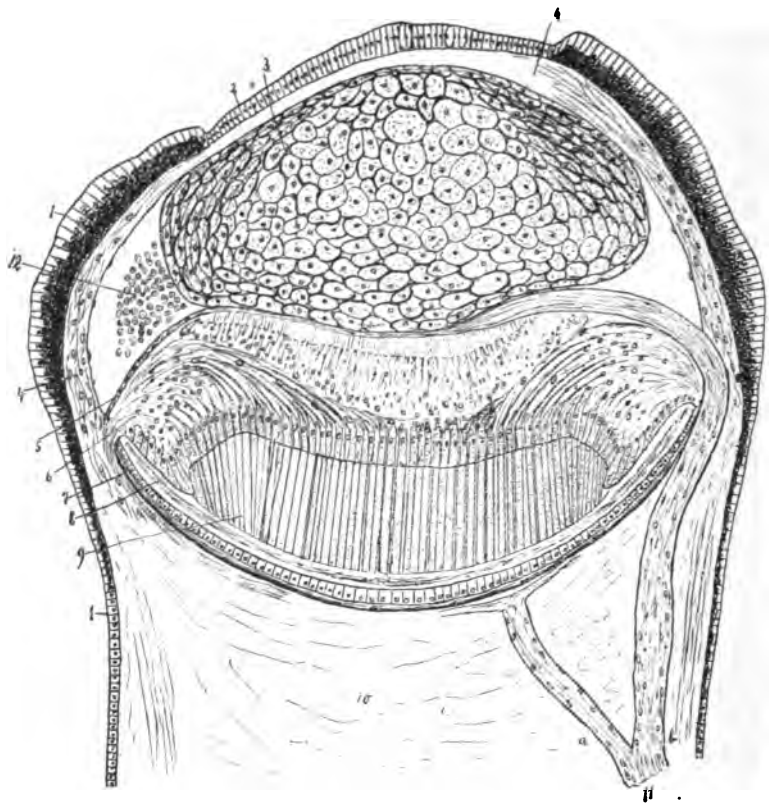


Fig. 80.
Auge von *Pecten Jacobaeus* im Längsschnitt, quer zu dem Mantelrande. 1 Epithel. 2 Cornea. 3 Linse. 4 Augenkapsel. 5 Septum. 6 Retina. 7 Pigment. 8 Tapetum. 9 Stäbchen. 10 Bindegewebe. 11 Nerv. 12 Blutkörperchen. Durchmesser des Auges 0,6 : 0,8 mm, der Linse 0,33 : 0,46 mm.

Beide Abtheilungen sind durch eine feine aber feste Membran, das Septum, welches den Bulbus quer durchsetzt, getrennt.

In der vorderen Abtheilung liegt ein biconvexer Körper, aus grossen, körnigen Zellen mit kleinen Kernen zusammengesezt, die Linse[1]). Sie ist meist stark gewölbt und ihre Gestalt nähert sich zuweilen der einer abgeplatteten Kugel. Der Raum, welcher zwischen Linse, Septum und Bulbuswand frei bleibt, enthält häufig eine grosse

[1]) Häufig werden die Körnchen in den Linsenzellen durch die conservirenden Reagentien aufgelöst, so dass die Zellen dann bis auf den Kern inhaltlos erscheinen.

Menge von Blutzellen. Bei den bis jetzt von mir untersuchten Species *P. Jacobaeus, varius*, *flexuosus* und *opercularis* liegt die Linse normaler Weise der äusseren Schicht der inneren Abtheilung dicht an. Einzelne Reagentien, wie Pikrin-Schwefelsäure, verursachen häufig eine Zusammenziehung der beiden Retinaschichten, wodurch dieselben sich von der Linse und dem Augengrunde trennen.

Der Nerv theilt sich in einiger Entfernung von dem Auge in zwei Zweige, deren einer als geschlossener Strang von der Vorderseite her unmittelbar über dem Septum in das Auge eintritt, während der andere an den Boden der Augenkapsel anstösst und sich hier in zahlreiche feine Fasern spaltet, welche die Kapsel von allen Seiten her umfassen und isolirt rings unterhalb des Septums in das Auge einstrahlen. Der Seitennerv verläuft innerhalb des Auges senkrecht gegen die Sehaxe und senkrecht gegen die Oberfläche des Mantels gerichtet; man erhält ihn folglich auf Vertikalschnitten des Mantelrandes längsgetroffen, auf Horizontalschnitten quergetroffen.

Dieser doppelten Art der Innervirung scheint die Zusammensetzung der zweiten Abtheilung der Augenkapsel aus mehreren getrennten Schichten von Zellen zu entsprechen. Die eine, äussere, besteht zunächst der Linse aus einer Lage von kurzen cylindrischen Zellen, welche sich mit Ueberosmiumsäure fast so dunkel färben als die Stäbchenschicht[1]) (Fig. 81, 1); auf diese Lage, und in innigem Zusammenhange mit ihr, folgen lange spindelförmige Zellen, deren runde Kerne in dem erweiterten centralen Ende liegen (Fig. 81, 2). Sie färben sich mit Osmium nur sehr wenig, und treten dadurch auf gelungenen derartigen Präparaten als scharf begrenzte Schicht hervor. In diesen beiden Zellformen endigen nach der allgemeinen Annahme die Fasern des Seitennerven. Ich konnte mich weder davon überzeugen, noch nachweisen, dass dieser Nerv sich nur an die Linse ansetze; auch an den besten Gold-Chlorid-Präparaten war innerhalb der Augenkapsel keine einzige isolirte Nervenfaser zu erkennen.

Das meiste Interesse bietet die innerste Lage, die der Stäbchenzellen (Fig. 81, 3). Die Form der Zellen (ohne Stäbchen) ist die eines schmalen Kegels, in dessen Basis der längliche Kern liegt, und dessen Spitze in einen langen, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen ist. Diese Fortsätze sind immer nach der Peripherie, der Eintrittstelle der äquatorialen Nervenfasern, hin gerichtet, und bilden bei den central gelegenen Zellen einen grösseren oder kleineren Winkel mit dem Körper der Zellen. Die centralen Zellen sind immer kürzer als die peripheren;

[1]) Besonders deutlich bei *Pecten opercularis*.

bei einigen Arten, wie *Pecten Jacobaeus*, sind auch die mittleren so hoch wie die äusseren, und ihre Kerne stehen in der gleichen Höhe, bei anderen, *P. opercularis* und *flexuosus*, sind die centralen Zellen

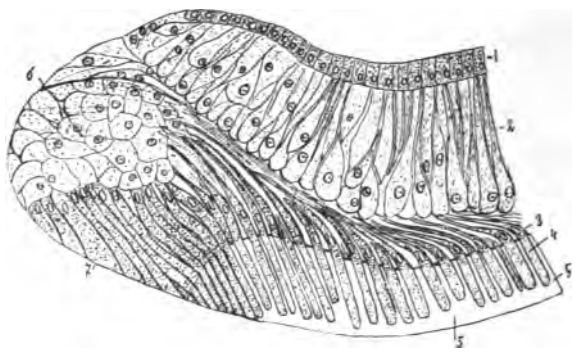


Fig. 81.
Senkrechter Schnitt durch die Retina von *Pecten opercularis* (Ueberosmiumsäure-Präparat). 1 Zellenlage unter der Linse (in Fig. 80 u. 82 nur angedeutet). 2 spindelförmige Zellen Hensen's (die proximalen Fortsätze sind hier nicht sichtbar). 3 Zellkörper und Kern, 4 Stäbchen der Stäbchenzellen. 5 Fettige Substanz, welche die Stäbchen umgibt. 6 Der Ringwulst von ? Ganglienzellen auf dem Querschnitt. 7 periphere Retinazellen ohne Stäbchen. Länge der Stäbchen 0,05 mm, Dicke der drei Zellschichten zusammen 0,18 mm.

ganz niedrig, und ihre Kerne liegen dicht an der Basis, jedoch ohne dass bei guten Schnitten die Grenze zwischen diesen und den darüber liegenden Zellen undeutlich würde.

Die ganze Zellschicht zusammen hat die Gestalt einer flachen Schale mit einwärts gebogenem Rande (Fig. 80 u. 82), und alle nach innen gerichteten Zellen, auch die des Randes, setzen sich unmittelbar in ein cylindrisches Stäbchen von der Breite der Zelle fort. Gleich ihren Zellen färben sich die Stäbchen mit Ueberosmiumsäure dunkelgrau, nach Behandlung mit anderen Härtungsmitteln erscheinen sie bald feinkörnig wie die Zelle, bald wasserhell. Auf Schnitten, die nicht dicker sind, als 0,01 mm, kann man sich überzeugen, dass Stäbchen und Zelle nicht — wie es nach dickeren Schnitten scheint — scharf von einander abgesetzt sind, sondern dass dort die Siebmembran diese Täuschung erzeugte. Die Stäbchen des Auges von *Pecten Jacobaeus* besitzen frisch eine chamois oder röthliche Färbung, die sich sehr schnell verliert — vielleicht durch eine Art von Sehpurpur erzeugt. — Die Stäbchen sind in eine Masse eingetaucht, welche einerseits zwischen den Stäbchen bis an die durchbohrte Grenzmembran an der Basis der Stäbchenzellen vordringt, andererseits von dem Tapetum begrenzt wird (Fig. 81). Diese Masse ist in Ueberosmiumpräparaten tiefschwarz und homogen, also wohl eine sehr fettreiche Substanz, weshalb sie

auch an mit Alkohol behandelten Augen nicht, oder nur als ein weitmaschiges Netzwerk wahrgenommen wird. Auch die Stäbchenzellen und die unter der Linse gelegene Zellschicht scheinen ziemlich fetthaltig zu sein, wodurch ihr verschiedenes Aussehen je nach der Präparationsweise sich zur Genüge erklärt[1]). Die Zellen, welche als Fortsetzung der Stäbchenzellen von der inneren Grenze des Retinarandes bis zu der Kapselwand reichen (Fig. 81, 7), tragen an dem freien Ende kein Stäbchen und grenzen unmittelbar an das Tapetum.

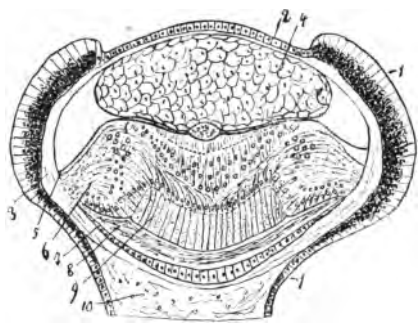


Fig. 82.
Auge von *Pecten varius* im horizontalen Längsschnitt, parallel der Oberfläche des Mantels, der Seitennerv quergeschnitten. 1 Epithel. 2 Cornea. 3 Augenkapsel. 4 Linse. 5 Septum. 6 Retina. 7 Pigment. 8 Tapetum. 9 Stäbchen. 10 Bindegewebe; in der Mitte zwischen Linse und Retina der Querschnitt des Seitennerven. Durchmesser des Auges 0,26 : 0,34 mm.

Die centralen, fadenförmigen Ausläufer der spindelförmigen Zellen (auf den Zeichnungen Fig. 80 u. 82 wurden sie nicht angegeben, um bei dem kleinen Maassstabe der Abbildungen das Bild nicht undeutlich zu machen) treten besonders scharf in Chromsäure- weniger in Ueberosmiumsäure-Präparaten hervor. Indem sie radiär gegen die Schicht der Stäbchenzellen hin ausstrahlen, schneiden sie die peripheren Stäbchenzellen nahezu unter einem rechten Winkel und sind hier deshalb besser sichtbar als in dem Centrum der Retina; ohne mit den Stäbchenzellen in Verbindung zu treten, setzen sie sich dicht neben denselben an die Siebmembran an. Hierin stimmen meine Beobachtungen mit denen Hensen's überein; den von Hensen gefundenen Centralfaden in den Stäbchen sehe ich gleichfalls, glaube ihn aber nicht als solchen bezeichnen zu dürfen, da der feine, von Ueberosmiumsäure dunkler als das Stäbchen gefärbte Strich häufig bei

[1]) Hierin ist der Grund der Abweichung zu suchen, welche Abbildung und Text in dem Handbuche der vergleichenden Anatomie von O. Schmidt (Jena 1882) von den Angaben Hensen's und dieser Darstellung zeigen; ich hatte Jahre lang nur Exemplare zur Untersuchung erhalten, bei welchen, bei sonst guter Conservirung, die Enden der Stäbchen ganz undeutlich waren, und Professor Schmidt fertigte nach einem dieser Präparate seine Zeichnung an. Kurz darauf, aber zu spät für eine Aenderung, erhielt ich aus selbstconservirtem Material Präparate, die alle Einzelheiten auf das schärfste zeigten. Auch war ich früher durch mehrere Umstände zu der Ansicht gekommen, die Augen der Pectiniden seien vielleicht Leuchtorgane; sie erwies sich aber durch genaue Untersuchungen im Dunkelzimmer zu Neapel als irrig.

Heben und Senken des Tubus seinen Platz seitlich verändert. — An der Peripherie der Stäbchenzellenschicht liegt ein Ringwulst von Zellen, höchst wahrscheinlich Ganglienzellen, welche zwischen die fadenförmigen Enden der Stäbchenzellen und die Nervenfasern eingeschaltet sind. Von diesem ? Ringganglion zieht sich (besonders deutlich bei *Pecten Jacobaeus*) eine Lage vereinzelter Ganglienzellen mit langen Fortsätzen gegen die centralgelegenen Stäbchenzellen hin, so diese Schicht von der darüberliegenden gleichsam trennend (Fig. 80).

Der metallische Glanz des Auges wird durch ein verschieden dickes Tapetum lucidum verursacht, welches unterhalb der Stäbchen liegt; es besteht aus feinen Fasern, welche alle in derselben Richtung verlaufen, und zwar, gleich dem Seitennerven innerhalb des Auges, quer (senkrecht) zu der Oberfläche des Mantels. Zwischen dem Tapetum und der Kapsel befindet sich eine Lage von kurzen und breiten Zellen, welche nach der Mitte zu an Grösse zunehmen und ein (nach der Härtung braunrothes) Pigment enthalten; nach dem Septum zu setzen sich diese Pigmentzellen als platte, pigmentlose Zellen fort und gehen so auf dieses über, oder, um mich anders auszudrücken, die kernhaltige Membran des Septum scheint die unmittelbare Fortsetzung der Pigmentschicht zu bilden.

Die hintere Abtheilung der Augenkapsel würde somit von einem zusammenhängenden Endothel ausgekleidet sein; in der vorderen konnte ich nur in einzelnen Fällen eine zweifelhafte Lage von Plattenzellen mit ganz flachen Kernen als Endothel wahrnehmen.

Was den Zusammenhang der Elemente betrifft, so behält der vordere Nerv seine Scheide bis an das Centrum des Septum, wo sie mit demselben zu verschmelzen scheint; die Nervenfasern strahlen von da radiär in die innere Abtheilung des Auges aus und treten an die Zellen der ersten Schicht. Die äquaterialen Fasern des anderen Nervenzweiges gehen allmählich in die Basis der Stäbchenzellen über, so dass eine scharfe Grenze zwischen Faser und Zelle nicht anzugeben ist.

Die Augen von *Tridacna*, gleichfalls am Mantelrande gelegen, sollen denen von *Pecten* ähnlich sein; doch sind mir neuere Untersuchungen darüber nicht bekannt. Wenn das Auge von *Pecten* und die Rückenaugen von *Onchidium* wirklich Sehorgane sind, so liegen hier die beiden einzigen Fälle vor, in welchen bei wirbellosen Thieren die Enden der Sehzellen, die Stäbchen, von der Oberfläche des Körpers abgewandt stehen. In beiden Fällen ist es unbekannt, wie diese Veränderung der Lage zu Stande kommt und wodurch sie veranlasst wird; der Grund, welchen wir bei den Wirbelthieren dafür gefunden haben, dass nämlich das Auge nicht an der Stelle in Function tritt, an welcher es entsteht, sondern nach einer anderen Seite hin, ist ja für *Onchidium* und

wahrscheinlich auch für *Pecten* nicht zutreffend. — Aehnlich gebaut wie bei *Pecten* sind die Mantelrandaugen von *Spondylus*, aber im Verhältniss zur Grösse des Thieres bedeutend kleiner und viel zahlreicher. Wie bei *Pecten* sind sie zunächst dem Schlosse am kleinsten und nehmen nach der Mitte des Mantelrandes hin an Grösse zu. Drei Exemplare *Spondylus gaederopus* von mittlerer Grösse, welche ich lebend beobachten konnte, besassen 80, 74 und 74 Augen auf der oberen (flachen) und 55, 52 und 42 Augen auf der unteren (gewölbten) Hälfte des Mantels, deren Pupille in röthlichem Glimmerglanz leuchtete, während der erste Farbenring blauschwarz, der zweite röthlich war. Die inneren Theile des Auges sind die nemlichen wie bei *Pecten*, aber kleiner; die vorkommenden Abweichungen erscheinen mir zu unbedeutend, um hier näher darauf einzugehen. — Bei *Spondylus* fällt auch ein Grund weg, den man bei *Pecten* anführen könnte, um das Vorkommen der so zusammengesetzten Augen in dieser Familie zu erklären, während bei den anderen sehr einfache Organe oder die Empfindlichkeit der Epithelzellen zur Wahrnehmung von Hell und Dunkel ausreichen, ich meine die so auffallende Bewegung des Schwimmens oder Fortschnellens im Wasser. Denn diese Muscheln sind mit der einen Schale auf dem Untergrunde festgewachsen. Uebrigens bedingen Bewegung und Thätigkeit noch nicht den Besitz hochentwickelter Augen, ebenso wenig wie der Aufenthalt ausserhalb des Schlammes im klaren Wasser: bei der schwimmenden und nestbauenden *Lima* und dem hüpfenden *Cardium* sind bis jetzt keine Augen nachgewiesen. —

An der oberen Fläche des Kopfes liegen bei allen **Chaetognathen**[1]) zwei mit unbewaffnetem Auge eben noch als schwarze Punkte sichtbare Augen, deren jedes als aus der Verschmelzung von drei einfachen Ocellen entstanden zu betrachten ist. Das zusammengesetzte Auge hat die Gestalt einer Kugel, deren Kern aus drei biconvexen, in eine centrale Pigmentmasse eingebetteten Linsen besteht. Die äussere Wandung (Schale) der Kugel wird von den Retinazellen gebildet, deren, zu jeder Linse concentrisch angeordnete Stäbchen die Oberfläche derselben berühren, während die Kerne nach der Peripherie zu liegen.

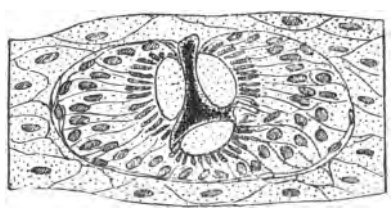


Fig. 83.
Querschnitt durch ein Auge von *Sagitta hexaptera* (Hertwig). 400 mal vergrössert.

Das Auge ist vollständig in die Epidermis eingeschlossen, der gleichfalls in diese eingebettete, aus dem oberen Schlundganglion kom-

[1]) Oscar Hertwig, Die Chaetognathen. Jena 1880.

mende Nerv verbreitet sich mit seinen Fibrillen wie ein Fasermantel über einen Theil der Kugeloberfläche. Das ganze Gebilde besitzt eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Auge mancher niederen Crustaceen oder auch mit dem verschiedener Turbellarien.

VII. Arthropoden[1]).

Während bei den Gastropoden und Cephalopoden wie bei den Wirbelthieren die Augen je nach einem Typus gebaut sind, herrscht bei den Arthropoden hierin grosse Mannigfaltigkeit. Wir begegnen verschiedenen Formen von Sehorganen, von denen in den einzelnen Familien theils ausschliesslich eine, theils mehrere zusammen vorkommen.

In wenigen Fällen stehen die Sinneszellen mit den Epithelzellen in directem Zusammenhange, ähnlich wie bei den Sehgruben einzelner

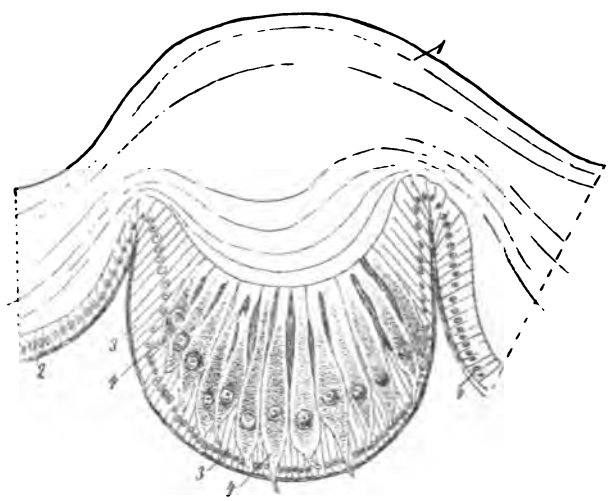


Fig. 84.
Senkrechter Schnitt durch ein Seitenauge des *Scorpions* (Ray Lankester).
1 Chitinlinse. 2 Hypodermis. 3 verlängerte Hypodermiszellen. 4 Sehzellen.

Gastropoden, und bilden mit ihnen nur eine Schicht. Diese einfachste Form der einschichtigen Augen finden wir bei Vertretern von Familien, die theils wenig, theils keine verwandtschaftliche Beziehung

1) H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Joh. Müller, Zur Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.

Fr. Leydig, Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864. — Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864. — Lehrbuch der Histologie 1857.

zu einander haben, bei den Larven von Schwimmkäfern, dem *Scorpion*, *Limulus*, den *Chilognathen* in sehr verschiedener Ausbildung.

In allen anderen Fällen ist das Auge zweischichtig, d. h. die Sinneszellen liegen unter den Epithelzellen, so dass diese (der fälschlich sog. Glaskörper) die erste (äussere), jene (die Retina) die zweite (innere) Schicht bilden, und keine mit der anderen in unmittelbarem Zusammenhange steht.

In den Rückenaugen der *Spinnen*, den Augen der *Chilopoden* und den Ocellen (Stirnaugen) der *Insecten* besteht die Retina aus

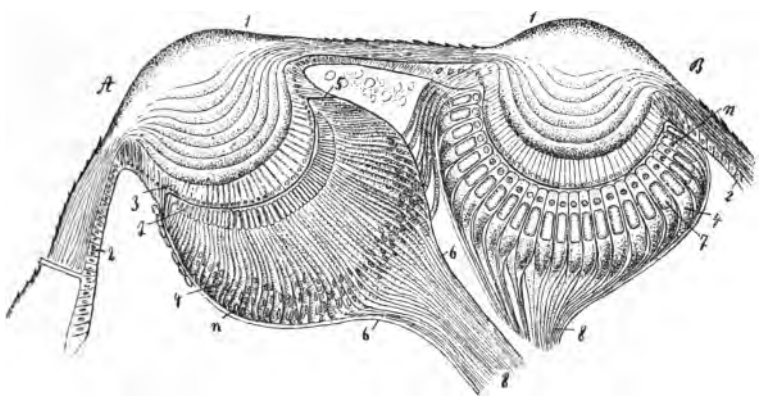


Fig. 85.
Längsschnitt durch zwei Augen der Kreuzspinne, *Epeira Diadema* (Grenacher). 1 Chitinlinse. 2 Hypodermis. 3 Glaskörper. 4 Retinazellen. 5 Basalmembran des Glaskörperepithels. 6 Augenkapsel. 7 Stäbchen. 8 Nervenfasern. n Kerne der Retinazellen.

einem Epithel gleichartiger Sinneszellen, deren jede einzelne für sich ein lichtempfindendes Endorgan darstellt. Was die Form betrifft, so

---

R. Leuckart, Organologie des Auges, Graefe-Saemisch' Handbuch der gesammten Augenheilkunde. Bd. 2.

Will, Beiträge zur Anatomie der zusammengesetzten Augen mit facettirter Hornhaut. Leipzig 1840.

M. Schultze, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868.

Berger, Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeiten aus dem zoolog. zootom. Institut Wien. 1878 Bd. 1.

Lowne B. Tompson, On the modifications of the simple and compound Eyes of Insects. Proc. Roy. Soc. London 1878 Bd. 27.

Graber, Die Insecten. München 1877 I. Theil (R. Oldenbourg)

Die descriptive Darstellung und Deutung Lowne's weicht bedeutend von der Grenacher's ab, und lässt sich mit dessen Befunden eben sowenig vereinigen, als die Auffassung, welche Graber und Berger über das Arthropodenauge gewonnen haben. Die Resultate meiner eigenen Untersuchungen decken sich in allen wichtigeren Punkten mit denen Grenacher's.

bildet die Retina mit dem Glaskörper einen kugeligen Becher (Napf), dessen Höhlung von der relativ grossen Chitin-Linse ausgefüllt wird. Aeusserlich gleich gebaut sind die Mittelaugen der *Scorpione*; aber die Retina zeigt den wichtigen Unterschied, dass die Sinneszellen nicht continuirlich stehen, sondern in Gruppen (Retinulae) angeordnet sind, deren jede physiologisch einer Sinneszelle in der ungruppirten Retina entspricht. Während so die Retina nicht aus gleichwerthigen Zellen, sondern aus von einander isolirten Gruppen von Zellen besteht, ziehen die Hypodermiszellen als gleichmässiges Epithel darüber weg und dem entsprechend finden wir auch nur eine Chitinlinse.

Bei den Hauptaugen (Seitenaugen) der Insecten ist nicht nur die Retina aus Gruppen von Sehzellen zusammengesetzt, sondern diesen entsprechen auch Abtheilungen des Glaskörperepithels und der Chitinlinse, so dass jede Retinula mit ihrem Antheil Glaskörper (vitrella) und Linse ein von den Nachbargruppen vollständig abgeschlossenes Ganzes bildet. Damit ist auch die Gestalt des Auges geändert; sowie jede Retinula ihre eigene kleine Linse hat, wird das grösste Gesichtsfeld nicht mehr mit der Napfform erzielt, sondern dadurch, dass das

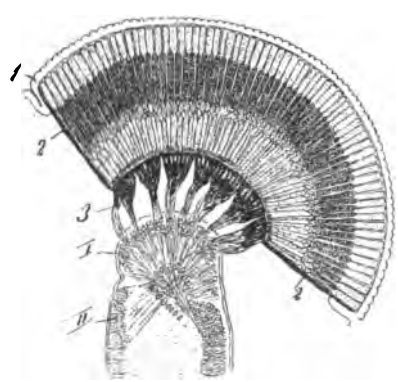


Fig. 86.

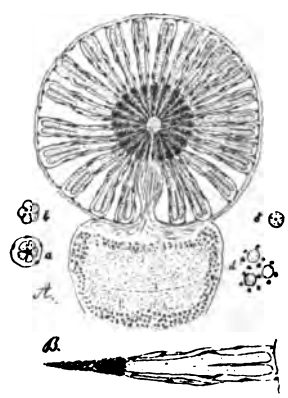


Fig. 87.

Fig. 86. Medianer senkrechter Schnitt durch das Auge von *Bombyx sp.* 1 Cornea. 2 Einzelaugen. 3 Nervenstränge. I peripheres, II centrales Ganglion opticum.

Fig. 87. A Längsschnitt durch das Auge von *Leptodora hyalina*. — B Ein Einzelauge daraus. a, b, c, d Querschnitte desselben in verschiedener Höhe.

nach aussen gewölbte Auge ein grösseres oder kleineres Kugelsegment darstellt, dessen Radien die Retinulae bilden (Fig. 86). Wir finden diese als Facetten- oder Fächer- (zusammengesetztes, viellinsiges) Auge bezeichnete Form des Sehorgans in äusserster Entwicklung bei *Leptodora hyalina*, wo das Auge wirklich Kugelgestalt hat; meist bildet es einen von einer äusseren, convexen und einer inneren, kleineren, con-

caven Fläche begrenzten Körper, dessen Dicke gleich der Länge der Retinula mit dem zugehörigen dioptrischen Apparate ist.

Wir können somit die Sehorgane der Arthropoden in einschichtige und zweischichtige Augen eintheilen, wobei jede dieser Hauptabtheilungen zwei Unterordnungen enthält, je nachdem die Retinazellen selbstständig bleiben oder zu Gruppen zusammentreten, ohne oder mit Retinulabildung. Alle Augen ohne Retinula sind ferner einlinsig (unicorneal, becherförmig, ocellus, stemma) die mit Retinula einlinsig, becherförmig oder viellinsig, fächerförmig (zusammengesetzt, Facettenauge) und in den Augen ohne Retinulabildung ist das Pigment in den Retinazellen enthalten, (autochrome Augen), in Retinulaaugen aber in dazwischen stehenden Pigmentzellen, welche entweder von Hypodermiszellen oder von eingewanderten mesodermalen Zellen gebildet werden können (exochrome Augen). — Die Augen befinden sich bei den Crustaceen und Insecten an dem vordersten Abschnitte des Körpers, in sehr verschiedener Zahl und Lage, und häufig, wie ich schon erwähnte, viellinsige und einlinsige Augen zusammen, wobei erstere als Haupt-, letztere (die Ocellen) als Nebenaugen gelten. Die Hauptaugen erheben sich entweder auf beweglichen Stielen oder sitzen in dem Kopfe oder dem Thoracalschilde, so dass sie nur wenig mit convexer Oberfläche darüber hervorragen, und kommen nur in der Zweizahl vor.

Von den Crustaceen besitzen die Branchiopoden (*Branchipus*, *Apus*) 2 gestielte oder ungestielte Hauptaugen und dazwischen 1 Nebenauge, während bei den Cladoceren (*Daphnia*) die Hauptaugen zu einem Mittelauge verschmelzen, vor welchem der Ocellus liegt, doch kann hier auch der letztere (*Leptodora*) oder das erstere (*Monospilus*) gänzlich fehlen. Grosse Mannigfaltigkeit herrscht bei den Copepoden (*Cyclops*), wo ein dreitheiliges Mittelauge allein, oder neben dem unpaaren Auge beiderseits ein Hauptauge sich findet. Die Hauptaugen der Amphipoden (Nebenaugen fehlen) zerfallen jedes in zwei, die zuweilen eine ausserordentliche Grösse erlangen (*Hyperia*, *Phronima*), die der Isopoden lösen sich mehr oder weniger in Gruppen von Retinulae auf; die höheren Crustaceen besitzen nur zwei grosse meist gestielte Hauptaugen, mit Ausnahme von *Euphausia*, welche auch am Thorax und Abdomen accessorische Augen trägt.

Die Zahl und Stellung der Augen bei den Arachnoideen, wo sie auf dem Cephalothorax sitzen, ist sehr verschieden. Keine oder nur zwei Augen haben die Acarinen (Milben); ebenfalls zwei die Tardigraden. Meist 8, seltener 6 Augen finden sich bei den Araneiden (Spinnen) auf dem Kopf-Brustschild in 2—3 Bogenreihen regelmässig

und für die einzelnen Gattungen charakteristisch als vordere und hintere Seitenaugen und Mittelaugen angeordnet. Die der Springspinnen sind gleich denen von *Gammarus* metallglänzend. — Die Scorpione tragen ein Paar grössere Augen in der Mitte und 2—5 Paare an den vorderen Kanten des Cephalothorax, die Afterscorpione (*Chelifer*) nur 2—4 Augen im Ganzen.

Die Myriapoden besitzen beiderseits auf dem Kopfe ober- und ausserhalb der Fühler meist eine grössere Anzahl eng bei einander stehender, kleiner Augen, die Scolopendren je zwei grössere einlinsige, *Scutigera* je ein viellinsiges Auge. — Häufig trifft man bei den Larven, selten bei den ausgebildeten Insecten, ausschliesslich einlinsige Augen (Ocellen) in grösserer Anzahl. Es sind von den Thysanuren nur die Poduriden und Lepismiden (*Lepisma saccharina*), von den Rhynchoten die Pediculiden (Läuse) und von den Diptern die Aphaniptern (Flöhe), welche hierher gehören. Meistens kommen zwischen zwei seitlich gelegenen, grossen, viellinsigen Hauptaugen drei kleine Ocellen auf dem Scheitel vor, nur bei wenigen Familien aus ganz verschiedenen Ordnungen — den Forficuliden (*Forficula auricularia*), Locustiden (Laubheuschrecken), Hydrocoren (Wasserwanzen), Geometrinen (Spannern), Rhopaloceren (Tagfaltern) — fehlen sie, so dass als Regel das Vorhandensein beider Formen angesehen werden kann.

Die einfachen wie die zusammengesetzten Augen der Arthropoden erhalten einen eigenthümlichen Charakter dadurch, dass die Cuticula und der Gallertkörper nicht dünn und weich sind wie bei den übrigen Wirbellosen, sondern aus sehr dicken und harten Chitinmassen bestehen. Sowie wir von diesem Umstande, welcher die fremdartigen Formen des Arthropodenauges bedingt und ermöglicht, absehen, oder vielmehr ihn berücksichtigen, verliert es manches von seinem abgeschlossenen Wesen und zeigt manche principielle Aehnlichkeiten mit den Sehorganen der anderen wirbellosen Thiere, besonders der Gastropoden. — Auch bei den Arthropoden sind die einfachsten Lichtempfindungsorgane grubenförmige Einsenkungen des Epithels, in welchen die Sinneszellen stehen, eingehüllt in Pigment und in directem Zusammenhange mit den unveränderten Epithel- (Hypodermis-) zellen. So finden wir es bei den Seitenaugen der Scorpione und den Larven von Wasserkäfern, sowie den chilognathen Myriapoden *Julus* und *Glomeris*, die aber in ihrem übrigen Bau solche Verschiedenheiten zeigen, dass ich sie nicht in zusammenfassender Darstellung, sondern einzeln besprechen muss. Ich beginne mit den einschichtigen Augen der Dytiscuslarven, da bei diesen die Zusammengehörigkeit der Sinnes- und Epithelzellen besonders deutlich hervortritt. Sie stehen, sechs auf jeder Seite des

Kopfes, im Kreise angeordnet. Bei ganz jungen Thieren ist der Chitinpanzer dünn und bräunlich; unter ihm liegen die farblosen, prismatischen Epithelzellen mit einem grossen ovalen Kern im inneren Ende, welches ebenfalls eine, wenn auch sehr dünne, Chitinlamelle (Basalmembran) ausscheidet, durch welche die Zellen nach dem Körper zu abgegrenzt werden.

Periphere Ganglien fehlen und die Augen stehen bei älteren Larven durch lange und dicke Nervenstränge mit dem Gehirn in Verbindung.

Eine farblose, biconvexe Verdickung des Chitins über dem Auge bildet die Linse, welche bei älteren Thieren bedeutend dicker ist.

Die der Linsenperipherie genäherten Hypodermiszellen stehen schief, so dass ihre äusseren Enden vom Auge abgewandt erscheinen,

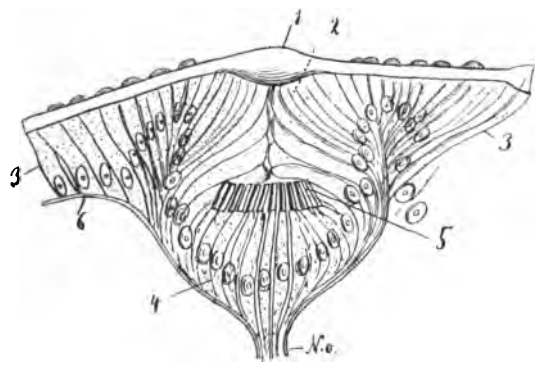


Fig. 88.
Senkrechter Schnitt durch das Auge einer jungen *Dytiscus*-Larve (Grenacher). Durchmesser des Auges 0,12 mm. 1 Chitinlinse. 2 Glaskörperzellen. 3 pigmentirte Hypodermiszellen. 4 Retinazellen. 5 Stäbchen derselben. 6 Basalmembran. No. Nervus opticus.

und ihre Innenenden ziehen sich spitz aus, wodurch sie länger werden. Die Kerne rücken dabei nach vorne, bis in die Mitte der Zelle und darüber hinaus. Noch weiter gegen die Linse zu richten sich die Zellen mit ihren äusseren Enden nach dieser hin, indem sie sich von der ganzen Peripherie her gegen die Augenachse zusammenneigen. Zugleich tritt Pigment in den Zellen auf, derart, dass die Zellen der Peripherie der ganzen Länge nach pigmentirt sind, während bei denen, welche sich an die Linse anlegen oder — noch weiter nach innen — in der Achse des Auges mit entsprechenden gegenüberstehenden zusammentreffen, nur die hintere Hälfte Pigment besitzt, die vordere bzw. nach der Achse des Auges zu gelegene Hälfte dagegen durchsichtig und klar bleibt.

Diese Zellen haben also eine doppelte Function, indem ihre vordere, durchsichtige Hälfte die Stelle eines Glaskörpers vertritt und

die Lichtstrahlen den im Grunde des Augenbechers stehenden Retinazellen zuleitet, der innere pigmentirte Theil dagegen das Seitenlicht abhält.

Fast unmerklich ist der Uebergang der Glaskörperzellen in die Retinazellen. Richtung, Dicke und das Aussehen der beiden Zellformen, sowie die Lage und Grösse der Kerne sind sich gleich geblieben. Zwei Punkte aber bestimmen den bedeutenden Unterschied. Das sind erstens die Nervenfasern, welche an das centrale Ende der Retinazellen treten, und zweitens die Stäbchen, welche ihrem peripheren Ende aufsitzen. Die Zellen selbst sind spindelförmig, liegen dicht aneinander und sind ganz mit dunkelbraunem Pigment angefüllt. Ihr cylindrisch ausgezogenes Vorderende wird von dem Stäbchen als einer vorn und hinten offenen Röhre umgeben, und letzteres erscheint entweder als ein Product der Ausscheidung oder einer partiellen Umwandlung der Retinazelle. Der Kürze halber werden wir, ohne einen grossen Fehler zu begehen, die Stäbchen hier wie bei den übrigen wirbellosen Thieren als Cuticularbildungen bezeichnen können. — Obgleich wir in diesem Stemma Pigmentzellen, Glaskörper und Retina unterscheiden können, so gehört es doch zu den einfachst gebauten Augen, welche wir kennen, denn alle drei Theile werden von einer einzigen Zellenlage dargestellt.

Den gleichen Typus des Baues zeigen die grossen Augen der Larven eines anderen Wasserkäfers, *Acilius*[1]). Durch bedeutende Vermehrung der Glaskörperzellen ist die Retina noch viel weiter von der Linse entfernt als bei *Dytiscus* und zeigt in zwei Punkten von der des letzteren Käfers eine bedeutende Abweichung. Das eine ist ein Spalt, welcher die Retina fast ihrer ganzen Dicke nach quer durchsetzt und dessen Wände von den sehr grossen Stäbchen der angrenzenden Retinazellen gebildet werden; hierzu ist keine ähnliche Bildung von anderen Insecten bekannt. Das andere ist die einseitige Ausbildung der Retina, so dass die Zellen und Stäbchen von der einen Seite nach der anderen hin beständig an Grösse abnehmen. Dies scheint mit der Richtung zusammen zu hängen, nach welcher die Augen gestellt sind und diese schiefe Retina findet sich auch bei

[1]) Aus dem reichen Material, welches durch die Untersuchungen der neueren Zeit vorliegt, kann ich mit Rücksicht auf den Umfang dieses Buches und den, den verschiedenen Thiergruppen zu gewährenden Raum natürlich nur einzelne Formen genauer schildern. Ich glaube richtig zu handeln, wenn ich dazu aus jedem Formenkreis die für denselben typischen und gleichzeitig einfachsten Augen herausgreife, so wie ich es bei den Mollusken gemacht habe. Bin ich dadurch auch gezwungen, viele interessante und wichtige Einzelheiten nur kurz zu berühren, so wird doch das allgemeine Bild, welches ich zu geben beabsichtige, an Klarheit gewinnen.

anderen Arthropoden, z. B. in dem Auge mancher Scorpione (*Androctonus funestus*). — Die Seitenaugen der Scorpione[1]) stehen in Gruppen beiderseits am Vorderrande des Kopfbrustschildes, in verschiedener Zahl nach den Familien und deren Unterabtheilungen. Die meisten, fünf auf jeder Seite, besitzt *Androctonus funestus*. Hier setzt sich

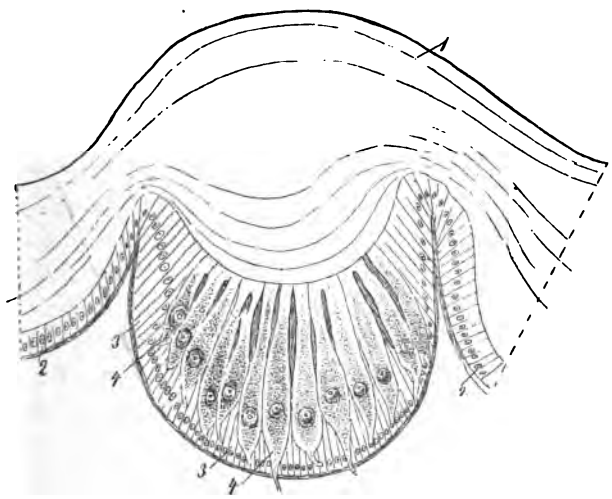


Fig. 89.

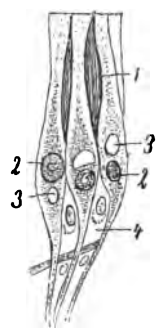


Fig. 90.

Fig. 89. Senkrechter Schnitt durch das Seitenauge von *Androctonus citrinus*, entfärbt (nach Ray Lankester). 1 Cuticularlinse. 2 Epithel. 3 verlängerte pigmentirte Epithelzellen am Rande des Auges und zwischen den Sehzellen (Stützzellen). 4 Sehzellen.

Fig. 90. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Retina eines Seitenauges von *Euscorpius Italicus*. Stärker vergrössert. (Ray Lankester). 1 Rhabdomer. 2 Kerne der Sehzellen. 3 lichtbrechender Körper (Phaosphere). 4 Epithelzellen zwischen den Sehzellen (Stützzellen).

das Epithel (die Hypodermiszellen) unter der dicken Linse zusammenhängend fort; von der Peripherie derselben an bis nach der Mitte zu vergrössern sie sich beständig, wobei alle mit ihrem äusseren Ende dem Centrum der Linse zugewandt sind, und geben so dem Auge die Form eines sehr dickwandigen, kugeligen Bechers. Der Rand desselben besteht aus säulenförmigen, stark pigmentirten Zellen, welche nur durch ihre Länge von den gewöhnlichen Hypodermiszellen verschieden sind (Perineuralzellen). Die Retina wird nicht nur von Sinneszellen gebildet, sondern auch von unveränderten Hypodermiszellen, welche als Stützzellen zwischen jenen stehen und deren ganzer Körper von Pigmentkörnern durchdrungen ist. Je nach der Art sind diese Stützzellen schmal und zahlreich oder dick und wenige.

[1]) E. Ray Lankester and Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus. Quarterly Journal of Microscopical Science vol. XXIII n. S.

Die grossen und dicken Sinneszellen (Nervenendzellen) sind farblos oder nur von einem Pigmentmantel umgeben und anscheinend jede einzelne mit einer dünnen Cuticularhülle versehen. Radiär zur Linse gestellt reichen sie von der inneren Fläche derselben bis zu der Kapsel, welche als Fortsetzung der Basalmembran des Epithels das Auge umgibt. Ihr kugeliger Kern liegt stets nahe der abgerundeten Basis, an deren Mitte eine Nervenfaser antritt.

Die Stäbchen sind nicht wie bei *Dytiscus* und fast allen bisher behandelten Thieren als cylindrische oder röhrenförmige Gebilde an dem peripheren Ende der Zellen, sondern als stäbchen- oder spindelförmige Körper an einer Seite der Sinneszellen ausgeschieden. (Letztere Art der Stäbchen ist die gewöhnliche für die viellinsigen Retinulaaugen, während die Stäbchen der einlinsigen Augen (mit Ausnahme der Skorpione) nach dem ersteren Schema gebaut sind). Dieser lichtbrechende Körper, das Rhabdomer, liegt so, dass er das Rhabdomer der Nachbarzelle berühren und mit ihm verschmelzen kann. Die Dicke und Grösse der Rhabdomere ist nach Familie und Genus verschieden; bei Enscorpius italicus kommt noch ein kugeliger, lichtbrechender, anscheinend aus der gleichen Masse bestehender Körper (Phaosphaera) dazu, welcher ganz nahe bei dem Kern, hinter oder vor demselben, liegt, aber mit dem Rhabdomer nicht zusammenhängt. Er ist deshalb erwähnenswerth, weil er nicht nur in dem Mittelauge desselben Thieres sich wieder findet, sondern wohl auch in Beziehung zu dem grossen, cylindrischen Körper zu bringen ist, welcher in dem hinteren Mittelauge von *Epeira* hinter dem Kern gelegen das Stäbchen vertritt.

In den Seitenaugen der Schwimmkäferlarven wie der Skorpione besitzen wir Sehwerkzeuge einfachster Art, aber beide principiell so verschieden, dass wir sie als Vertreter zweier Haupttypen betrachten müssen. Die ersteren, in welchen sich die Hypodermiszellen zwischen die Linse und die Retinazellen einschieben, leiten zu dem einlinsigen, zweischichtigen Auge hin, wie wir es bei den Spinnen und Insecten finden; die Seitenaugen der Scorpione aber mit den Rhabdomeren ihrer Sinneszellen und deren Neigung zu Rhabdom- und Gruppenbildung führen zu den Retinulaaugen derselben Thierklasse, welche eine eigenthümliche Zwischen-, aber wahrscheinlich nicht Uebergangsform zwischen Stemma und Fächerauge bilden [1]).

---

[1]) Wenn ich hier und im Folgenden von den Augen einzelner Ordnungen sage, sie seien Hinweise oder Uebergänge zu den Augentypen anderer Ordnungen, so will ich damit natürlich nicht eine phylogenetische Entwicklungsreihe dieser Augen oder Verwandtschaft der Ordnungen proclamiren, denn dazu reichen unsere positiven Kennt-

Myriapoden.

Die Sehorgane der Myriapoden[1]) zerfallen in zwei Gruppen, welche nahezu den beiden Ordnungen der Chilognathen (*Julus, Glomeris*) und der Chilopoden (*Lithobius, Scolopendra, Scutigera*) entsprechen. Es sind nämlich die Augen von *Julus* und *Glomeris* einschichtig und einlinsig, die der Chilopoden zweischichtig und einlinsig mit Ausnahme von *Scutigera*, welche viellinsige Facheraugen besitzt. Die Augen der Chilognathen gehören also wie die Seitenaugen von *Dytiscus* und *Scorpio* zu den einfachsten, becherförmigen Sehorganen der Arthropoden, und müssten mit jenen zusammen besprochen werden, wenn nicht zwei Eigenthümlichkeiten ihnen eine Ausnahmestellung verschafften. — In beiden Fällen sind es gehäufte Augen, d. h. die einzelnen Augen treten so nahe zusammen, dass sie sich beinahe (*Glomeris*) oder wirklich (*Julus*) berühren. Die Linsen sind bei ersterer normal entwickelt, bei letzterem zieht der Chitinpanzer glatt über das Auge weg und ist nur an der Innenseite, jedem Auge entsprechend, zapfenförmig gewölbt. Die niedrigen Hypodermiszellen gehen an dem Rande des Linsenkegels bei *Julus* in sehr grosse, stark pigmentirte Zellen über, die denselben rings umgeben. An die Pigmentzellen, welche bei *Glomeris* viel kleiner sind und wohl den Perineuralzellen von *Dytiscus* und *Scorpio* entsprechen, schliessen sich die Retinazellen an; diese sind hier ganz mit Pigmentkörnchen erfüllt. Die auf dem freien Ende der Zelle sitzenden Stäbchen sind borstenförmig, so dass jeder Sinneszelle eine grössere Anzahl von solchen Sinnesborsten zukommt. Das Auffallendste an diesen Augen ist die Lage der Stäbchenzellen und Stäbchen, welche mit Ausnahme der wenigen, auf dem Grunde des Auges sitzenden Zellen, nicht dem Lichte und der Körperoberfläche zugewandt sind, sondern, derselben parallel, horizontal liegen. Bei *Glomeris* scheinen die gleichgerichteten Stäbchen einen mehr homogenen Saum über den Zellen zu bilden. Zwischen den Retinazellen von *Julus* liegen Pigmentzellen mit langen, schmalen Kernen, während bei den übrigen Myriapoden solche fehlen.

---

nisse gerade bei den Arthropoden noch lange nicht aus. Sondern ich will nur ausdrücken, dass ein einfaches Auge in einer Gruppe mit einem zusammengesetzteren einer anderen Ordnung Aehnlichkeiten besitzt, die uns das Verständniss des letzteren erleichtern und erklären können, wie es sich vielleicht innerhalb dieser Ordnung entwickelt habe.

[1]) Grenacher, Ueber die Augen einiger Myriapoden. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1880 Bd. 18.

V. Graber, Ueber das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoideen und Myriapodenauge. Archiv f. mikr. Anat. 1880 Bd. 17.

Die Augen der Chilopoden sind, wie schon erwähnt, zweischichtig; die zwischen Linse und Retina liegenden Hypodermiszellen sind aber meist sehr flach und schwer wahrzunehmen, nur in einzelnen Fällen ganz deutlich; bei dem erwachsenen *Lithobius* sind sie auf einige unter der Linse gelegene Kerne reducirt. Das Auge dieses Thieres (Fig. 92) ist dem von *Julus* sonst sehr ähnlich, und

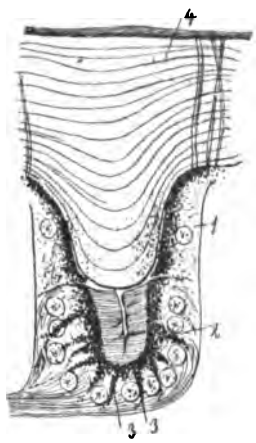


Fig. 91.

Fig. 92.

Fig. 91. Senkrechter Schnitt durch eines der Ocellen von *Julus* (Grenacher). 1 grosse Pigmentzelle. 2 Retinazellen. 3 Pigmentzellen zwischen letzteren. 4 Cornealinse.

Fig. 92. Senkrechter Schnitt durch eines der Ocellen von *Lithobius* (Grenacher). 1 Haarzelle. 2 Retinazellen. 3 Glaskörperzellen. 4 Cornealinse.

hauptsächlich dadurch unterschieden, dass der Raum zwischen der biconvexen Linse und den Stäbchen durch haarförmige Fortsätze (Cilien) der grossen Perineural-(Pigment-)Zellen ausgefüllt wird. Der Zusammenhang der einzelnen Retinazellen mit den Fasern des Sehnerven ist hier besonders gut zu sehen.

Die Augen der Scolopendriden tragen alle denselben Charakter; eine sehr grosse, biconvexe Linse, darunter der — meist dünne — Glaskörper, deutlich mit der Hypodermis zusammenhängend. Die Retina ist ungefähr halbkugelig, und ihre Zellen sind so gestellt, dass sie, und dem entsprechend die Stäbchen, nicht radiär zur Linse, sondern senkrecht auf die durch den Mittelpunkt von Linse und Auge gehende Achse gerichtet sind. Die Sehzellen sind cylindrisch oder spindelförmig, mit kugeligen Kernen im basalen Ende, die Stäbchen, deren Grösse nach der Gattung wechselt, sind lang und cylindrisch, oder, ähnlich denen mancher Mollusken, röhrenförmig. Die Augenkapsel ist hier sehr dick und durch anliegende Pigmentzellen stark gefärbt.

Das Auge von *Scutigera* gleicht, von aussen oder auf dem Durchschnitte gesehen, ganz dem Fächerauge der Crustaceen und Insecten. Denn es besteht aus einer Anzahl von Retinulae, deren jeder eine kleine Linse entspricht, und unterscheidet sich von den gehäuften Augen

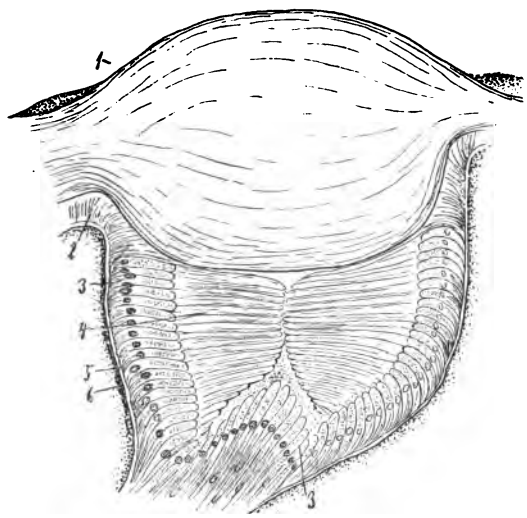


Fig. 93.

Senkrechter Schnitt durch ein Ocell von *Cormocephalus foecundus* (Grenacher). 1 Chitinlinse. 2 Hypodermis. 3 Retinazellen. 4 Stäbchen. 5 Augenkapsel (Basalmembran). 6 Pigment. (Obschon die Glaskörperzellen hier nicht sichtbar sind, wählte ich gerade diese Zeichnung wegen der deutlichen Wiedergabe der Retinazellen.)

der Myriapoden dadurch, dass nicht wie dort jedes Einzelauge von einer Kapsel umgeben ist, sondern wie in dem Fächerauge die Einzelaugen zwischen Basalmembran und Cuticula stehen. Trotzdem verbietet der eigenthümliche Bau der Einzelaugen die directe Vergleichung des *Scutigera*-Auges mit dem Insectenauge und jene lassen sich vielleicht eher auf einfache Myriapodenaugen beziehen, so dass sich in diesem Auge die Kennzeichen zweier Typen vereinigen würden.

Der Umriss des Gesammtauges bildet eine Ellipse, in deren längerem Durchmesser ungefähr 20 Einzelaugen gegen 16 in dem kürzeren stehen; über jedem von diesen ist die Chitinschicht nach aussen convex gewölbt, auf der Innenseite flach. Die Einzelaugen (Retinulae) liegen in der Hypodermis; die sonst niedrigen, farblosen Zellen derselben nehmen in der Umgebung des Gesammtauges schnell an Länge zu und enthalten Pigment, so dass der ganze Complex von Einzelaugen mit einem Ringe fadenförmiger, pigmentirter Zellen umgeben ist, welche an ihrem peripheren Ende den Kern und ihre grösste Dicke besitzen, obschon auch die Basis, mit der sie auf der Basalmembran

aufstehen, etwas verbreitert ist. Diese fadenförmigen Hypodermiszellen sind nicht allein auf die Peripherie des Gesammtauges beschränkt, sondern befinden sich auch zwischen den Einzelaugen, jedes derselben in grosser Anzahl umringend, und erzeugen durch ihre dicht aneinander stossenden centralen Enden die untere, schmale Pigmentschicht des

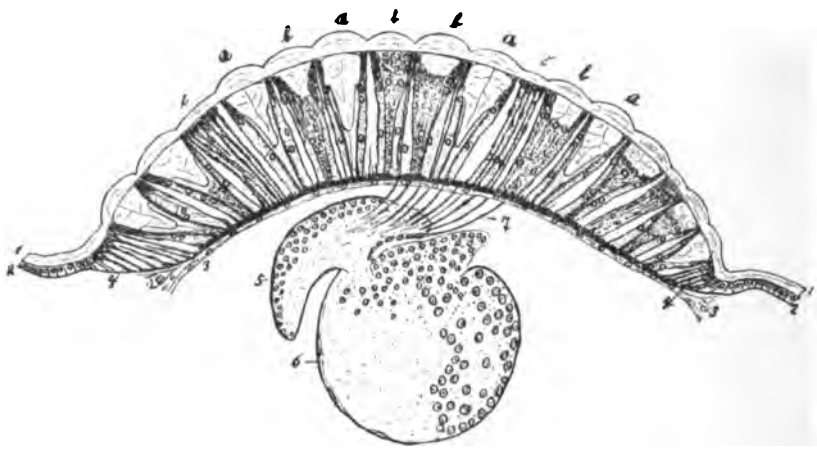


Fig. 94.

Querschnitt durch das Auge von *Scutigera coleoptrata*. 1 Cuticula. 2 Epithel. 3 Bindesubstanzzellen. 4 verlängerte, pigmentirte Epithelzellen am Rande des Auges. 5 peripheres Ganglion opticum. 6 Theil des Gehirnganglion. 7 Nervenfasern. a Einzelaugen in der Medianebene, b tangential durchschnitten. c die fadenförmigen Pigmentzellen zwischen den Einzelaugen. Breite des Auges 0,5 mm, Länge eines Einzelauges ohne Linse 0,107 mm.

Auges. (Ich sehe wenigstens keinen Grund, weshalb für die Pigmentzellen mit dünnen spindelförmigen Kernen zwischen den Augen ein anderer Ursprung angenommen werden sollte, als für die in der Peripherie liegenden und letztere sind unzweifelhaft Hypodermiszellen.)

Die Basalmembran der Hypodermis setzt sich unter dem Gesammtauge fort, den nach aussen gewölbten Boden desselben bildend, und ist auf der dem Gehirn zugewandten Seite von einer dünnen Lage Bindesubstanzzellen mit ovalen Kernen bedeckt. Dicht unter ihr liegt das kleine und schmale, für alle Einzelaugen gemeinsame Ganglion retinae, in engem Zusammenhange mit dem Gehirnganglion; die Nervenfasern ziehen vereinzelt direct aus dem Ganglion zu den Sehzellen. — Jedes Einzelauge oder Retinula hat die Form eines zum grössten Theile hohlen Kegels oder Trichters, der aus drei Abtheilungen besteht. Die oberste, welche an die Innenseite der Linse anstösst, setzt sich aus einem Kranze grosser abgeplatteter Pigmentzellen zusammen (Pg); auf diese folgt die Retinula, aus zwei über einander liegenden Kegeln bestehend, deren äusserer, hohler von 9—12, der innere

von 3—4 unpigmentirten Sinneszellen gebildet wird. Die Stäbchen sind als ein Saum an der Innenseite derselben abgeschieden und verschmelzen nur in dem unteren Theile zu einem Rhabdome. Der Hohlraum des Kegels wird durch einen durchsichtigen Krystallkörper ausgefüllt. — Hält man nun eine Retinula von *Scutigera* mit der Retina eines Einzelauges von *Julus* zusammen, so erscheint sie so, wie ein solches aussehen würde, wenn man es stark nach innen in die Länge zöge. Die grossen Pigmentzellen unter der Linse würden einander direct entsprechen, ebenso die oberen Retinulazellen den seitlichen Retinazellen, von welchen sie sich nur durch die geringere Anzahl und die veränderten Dimensionen unterscheiden, indem ihre Längsachse senkrecht zu der jener Zellen liegt. Auch die Form der unteren Retinulazellen und der Stäbchensäume (Rhabdomere) von *Scutigera* und ihre Beziehung zu denen von *Julus* und *Glomeris* würde durch diese Betrachtung leicht zu erklären sein. — In dem »Krystallkörper« des *Scutigera*-Auges haben wir wahrscheinlich keine dem gleichnamigen Bestandtheil des Insectenauges homologe Bildung, sondern eine dem Gallertkörper der Mollusken entsprechende Ausscheidung zu sehen.

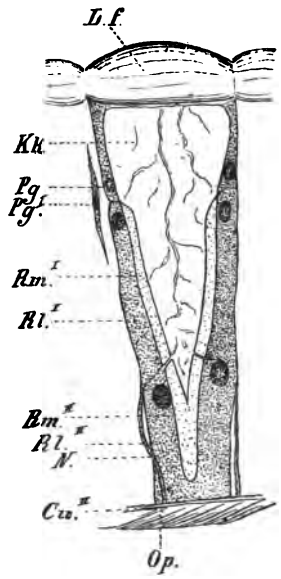


Fig. 95.
Längsschnitt durch ein Einzelauge von *Scutigera* (Grenacher). Cu^{II} Basalmembran. Kk Krystallkörper. Lf Linsenfacette. N Nervenfaser. Op Nervus opticus Pg Pigmentzelle. Pg^{I} Neben-Pigmentzellen. Rl^{I}, Rl^{II} äussere, innere Schicht von Retinazellen, mit den Rhabdomen Rm^{I}, Rm^{II}.

Onychophora (Protracheata).

Peripatus[1]) zählt zu der Zeit, in welcher ich dies niederschreibe, zu den Arthropoden und wird im System auf mehrere gewichtige Gründe hin zu denselben und in die Nähe der Myriapoden gestellt. Deshalb allein bespreche ich ihn an dieser Stelle. Denn das Auge dieses Thieres steht unter den Arthropoden einzig da und repräsentirt in jeder Beziehung den Typus des Gastropodenauges, wie er sich auch bei den polychäten Würmern ausgebildet findet.

[1]) Ich erhielt die Köpfe von *Peripatus*, an welchen ich meine Untersuchungen anstellte, durch die Güte Dr. v. Kennel's und statte ihm hier dafür meinen besten Dank ab, mit dem Bemerken, dass durch diese Veröffentlichung seinen eingehenderen Untersuchungen in keiner Weise vorgegriffen werden soll.

Die paarigen Augen liegen in dem Seitenrande der Oberfläche des Kopfes, hinter der Wurzel der Fühler, zwischen dem Epithel und dem Gehirnganglion. Ihre Gestalt ist kugelig, der äussere Pol etwas vorgewölbt, der breite, dicht an die Gehirnkapsel stossende Boden des Auges etwas concav eingedrückt, der Form der Kapsel entsprechend (*Peripatus Edwardsii*). Der Durchmesser beträgt an meinen Exemplaren in den beiden Hauptrichtungen 0,214:0,25 mm, so dass diese etwas kürzer als breit erscheinen. Doch dürften diese Verhältnisse Schwankungen unterworfen sein, da z. B. bei *Peripatus capensis* die beiden Achsen ziemlich gleich lang angegeben werden.

Das Epithel von *Peripatus* ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass sich über jeder der cylindrischen Zellen eine spitze, fein ausgezackte, braun pigmentirte Cuticularkappe erhebt; über dem äusseren Pole des Auges sind die Zellen breiter und niedriger und ihre Cuticula bildet eine nach innen und aussen glatte, relativ dicke und feste, convex-concave, farblose Schale. Auf dünnen Schnitten zerblättert sich dieselbe leicht in mehrere concentrische Schichten, deren äusserste glatt ist, während die inneren kleine secundäre Wölbungen, der Zahl und Grösse der Corneazellen entsprechend, besitzen.

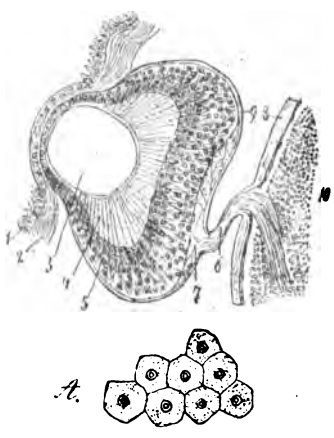


Fig. 96.
Senkrechter Schnitt (Querschnitt) durch ein Auge von *Peripatus Edwardsii*. 1 Epithel. 2 Bindegewebsschicht. 3 Linse. 4 Stäbchen. 5 Retina. 6 Sehnerv. 7 Polster des Sehnerven. 8 Gehirnkapsel. 9 Augenkapsel. 10 Theil des Gehirnganglion.
A Querschnitt durch eine Anzahl benachbarter Stäbchen, stark vergrössert. Durchmesser des Auges 0,214 : 0,25 mm. Dicke der Retina in der Mitte 0,042 mm, an der Kante 0,052 mm. Durchmesser des ganzen Stäbchens 0,0118 mm, der Röhre 0,0033 mm.

Die unter dem Epithel vorhandene Bindegewebsschicht setzt sich in einer dünnen Lage auch unter der äusseren Cornea fort, diese von der inneren Cornea trennend.

Einen Einblick in den feineren Bau des Auges selbst gewähren schon dünne Schnitte (ca. 0,01 mm) durch das gehärtete und gefärbte Organ; deutlicher werden die Verhältnisse, wenn man vor der Färbung das Pigment mit Grenacher's Mischung entfernt hat[1]).

Die Zellen, welche das Auge zusammensetzen, sind auf dem Grunde und an der Seite desselben langgestreckt und ungefähr in ihrer vorderen Hälfte cylindrisch (prismatisch), in der hinteren fadenförmig verdünnt — die

[1]) Die Abbildung ist nach einem Schnitte durch ein derartig behandeltes Auge angefertigt und das Pigment nachträglich und, der Deutlichkeit halber, heller angegeben worden, als es in Wirklichkeit ist.

gewöhnliche Gestalt der Sehzellen bei Gastropoden und Polychaeten. Der Kern liegt an der Grenze beider Abschnitte. Der vordere Theil der Zelle ist bis zum Kerne mit rothbraunen Pigmentkörnchen erfüllt, welche auf etwas dickeren Schnitten die Zellen vollkommen verdecken[1]).

Aus dem pigmentirten Ende der Retinazellen ragen die Stäbchen in das Innere des Auges hinein, und reichen von den Sehzellen bis zu dem ovalen, in dem äusseren Theile des Auges gelegenen Gallertkörper (Cuticularlinse). Diese Linse (auf der Abbildung nur im Umriss angegeben) ist an den conservirten Präparaten durchsichtig homogen, hart und ziemlich spröde, und färbt sich mit Pikrokarmin röthlich gelb — ganz wie der Gallertkörper der Gastropoden. Länger als breit ragt sie ziemlich weit in das Auge hinein und erscheint mit ihrer ganzen hinteren Hälfte in die Stäbchen eingebettet, wobei wohl eine Berührung, aber keine Verbindung derselben mit der Linsenoberfläche stattfindet. Die Form der Linse und des Augengrundes mögen zusammen die Ursache davon sein, dass die Stäbchen gegenüber der Cornea, wenigstens bei *P. Edwardsii*, soviel kürzer sind als die mehr seitlich gelegenen.

Nach aussen zu werden die Zellen und ihre Stäbchen kürzer, letztere hören da, wo die Vorwölbung des äusseren Augenpoles beginnt, plötzlich auf; die Zellen selbst werden gegen diesen zu allmählich niedriger und bilden, indem sie pigmentlos und durchsichtig werden, concentrisch der äusseren, die innere Cornea.

Jedes Stäbchen besteht aus einer Achse, welche von einer stark lichtbrechenden, cylindrischen Röhre gebildet wird, und einem, dieselbe umgebenden, körnigen Mantel. Ohne Zwischenraum eng aneinander liegend, erscheinen sie als polyedrische Prismen. — Der Mantel färbt sich nach Behandlung des Auges mit der Grenacher'schen Mischung mit Pikrokarmin ziemlich stark, sonst sehr wenig roth, hat aber immer ein anderes Aussehen als der Körper der Sehzelle selbst, dessen Fortsetzung er bildet.

Die Retina ist, namentlich in dem Boden des Auges, reich an Kernen und Zellen; wenn sich auch unter den Kernen kugelige und längliche finden, so bin ich doch unsicher, ob diese auch zwei Zellformen entsprechen, oder nicht vielmehr die tieferen Kerne schräg geschnittenen Sehzellen angehören.

Der Sehnerv entspringt aus dem Gehirnganglion und besteht gleich den übrigen Nerven aus dicken, stark lichtbrechenden und homogenen

[1]) Dies ist wohl der Grund der ungenügenden Darstellung der Retina in der sonst ziemlich genauen Abbildung in F. M. Balfour's Abhandlung: The Anatomy and Developement of Peripatus capensis. Quarterly Journal of Microscopical Science 1883 Bd. 23 (herausgegeben nach seinem Tode von Moseley und Sedgwick).

Fasern; doch fand ich diese Eigenschaften bei dem Opticus etwas weniger entwickelt als an benachbarten Nervenstämmen. Bis zu dem Auge verläuft er gewunden, tritt etwas seitlich an dessen hintere Fläche an und bildet in der Concavität des Augenbodens ein aus feinen Fasern bestehendes Polster, welches gegen die Retina durch eine dünne Membran mit länglichen Kernen abgegrenzt ist.

Bei dem Durchtritt des N. opticus durch die Gehirnkapsel begleitet ihn ein Theil derselben, welcher dann in die das Auge zum grössten Theil umgebende Augenkapsel übergeht.

Nach einer persönlichen Mittheilung v. Kennel's entsteht das Auge von *Peripatus* gleich dem der Gastropoden durch eine offene Einstülpung des Epithels.

Abgesehen von dem merkwürdigen Vorkommen eines Gastropoden-Auges bei einem zu den Arthropoden gezählten Thiere erscheint mir hier besonders der Bau der Stäbchen bemerkenswerth.

Arachniden.

Die 6—8 Punktaugen (Ocellen) der eigentlichen Spinnen (Araneiden) fallen in vielen Fällen durch ihren leuchtenden Glanz auf, welcher sich auch an Spiritusexemplaren erhält; so schillert das Auge von *Micryphantes acuminatus* grün, blau und golden, und es zeigt einen weissen Spiegelglanz bei *Argyroneta aquatica*. Dieses Leuchten wird theils durch die blätterige Structur der Linse bedingt, theils

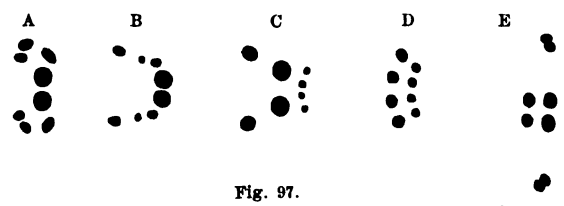


Fig. 97.
Anordnung der Augen bei verschiedenen *Spinnen* (links ist vorne).
A *Theraphosa*. B *Heliophanus* (bei *Salticus* ist es ähnlich). C *Lycosa*.
D *Tegenaria*. E *Epeira* (Leunis[1]).

durch eine Schicht kleiner irisirender Plättchen oder Kügelchen, welche als Tapetum den Grund des Auges auskleiden. Von der schon oben erwähnten charakteristischen Vertheilung der Augen auf dem Cephalothorax geben obenstehende Abbildungen einige typische Beispiele.

Die beiden Augenpaare, welche bei *Epeira* nahe der Mittellinie hinter einander stehen, sind einlinsig und zweischichtig, die Retinazellen nicht gruppirt; in Bezug auf den Bau der Retinazellen aber

[1]) Leunis, Handbuch der Zoologie 1860.

sind das vordere und das hintere Paar dimorph, indem die Stäbchen in dem ersteren in der gewöhnlichen Weise vor, in dem letzteren hinter den Kernen liegen. Eine ähnliche Einrichtung findet sich bei manchen Skorpionen, aber darin verschieden, dass dort ausser dem Stäbchen noch ein lichtbrechender Körper hinter dem Kerne vorkommt, bei dem hinteren Mittelauge der Spinnen nur letzterer[1]).

Bei *Epeira diadema*, der Kreuzspinne, springt die nach aussen nur schwach gewölbte Linse nach innen fast zapfenartig vor. Die

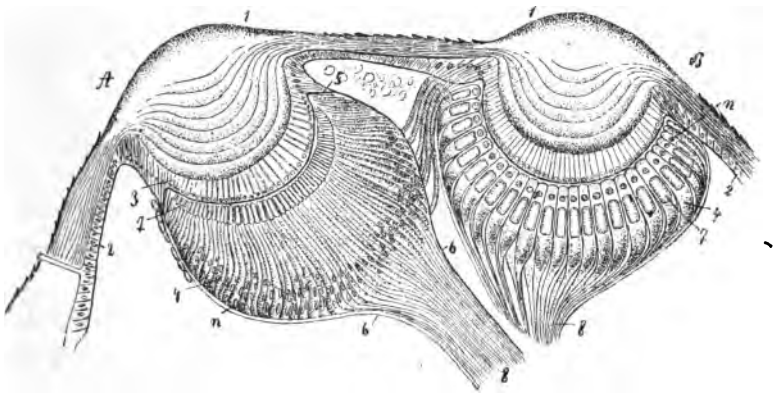


Fig. 98.
Senkrechter Schnitt durch ein vorderes (A) und ein hinteres (B) Mittelauge von *Epeira diadema* (Grenacher). 1 Chitinlinse. 2 Epithel. 3 Glaskörper. 4 Retinazellen. 5 Basalmembran der Glaskörperzellen. 6 Retinakapsel. 7 Stäbchen. 8 Nervenfasern. n Kerne der Sehzellen. Durchmesser der Augen 0,25 : 0,3 mm, der Linsen 0,15 mm; Länge der Stäbchen des Vorderauges 0,024 mm, Dicke derselben 0,004 mm.

mässig langen, cylindrischen Glaskörperzellen sind von einem Kranze langer, stark pigmentirter Zellen umgeben, deren Uebergang in die Hypodermiszellen leicht zu verfolgen ist.

Die verdickte Basalmembran der Hypodermis begleitet auch die Glaskörperzellen und scheidet so diese von der darunter liegenden Retina, welche von einer gleichfalls chitinoesen Kapsel umgeben ist; letztere steht mit der Basalmembran der Hypodermis in directem Zusammenhang.

Die Retinazellen des vorderen Augenpaares sind sehr zahlreich, schlank und langgestreckt, an dem centralen Ende, in welchem der längliche Kern liegt, etwas angeschwollen und stark pigmentirt; am

[1]) Auch bei den Ephemeriden (Ciaccio G. V., Sopra la notomia minuta degli occhi della Cloë diptera. Rendiconto Accad. Sc. Bologna 1880 — 1881) findet sich ein ähnlicher Dimorphismus, indem die Augen der Männchen von *Cloë* zum Theil gleich denen der Weibchen einfache Sehstäbe besitzen, zum Theil Stäbchen, die aus einem vorderen und einem hinteren Stücke bestehen. Die Linse ist bei *Cloë* weich.

längsten in dem axialen Theile der Retina, werden sie nach der Peripherie zu kürzer, und verlaufen meist etwas gebogen. Die prismatischen, rundlich abgestutzten Stäbchen liegen in dem vordersten, nicht pigmentirten Ende der Zellen, und jedes besteht in der für alle echten Spinnen charakteristischen Weise aus zwei Längshälften.

Das hintere Augenpaar zeigt zunächst einige Unterschiede in der Gestalt, indem der Augenbecher tiefer ausgehöhlt und sein Boden nach dem Körper zu nicht abgerundet, sondern spitz ausgezogen ist.

Die Zahl der dicken, abgerundet prismatischen Retinazellen ist viel geringer als in den vorderen Augen; ihr hinterer Abschnitt ist stark pigmentirt und verjüngt sich kegelförmig in die zugehörige Nervenfaser. Der vorderste Theil der Retinazelle ist unpigmentirt und enthält den kugeligen Kern, während in dem mittleren Abschnitt, hinter dem Kern, das Stäbchen liegt, zum Theil noch von dem Pigment umgeben.

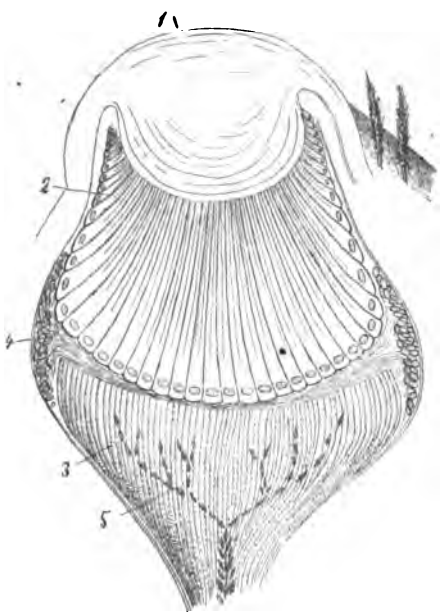


Fig. 99.
Senkrechter Schnitt durch ein Auge von *Salticus* (Grenacher). 1 Chitinlinse. 2 Glaskörper. 3 Retina. 4 Kerne der Retinazellen. 5 Gefäss? Dicke der Linse 0,15 mm, Länge der Glaskörperzellen 0,18 bis 0,2 mm, Länge der Stäbchen 0,12 bis 0,15 mm.

Auch in der Art der Innervirung weichen beide Augenpaare von einander ab, indem bei dem vorderen nur die peripheren Fasern des Nerven sich mit den Retinazellen direct verbinden, die centralen aber in das Innere der Retina eintreten und sich dort in zwei Bündel theilen, von denen das eine dorsal-, das andere ventralwärts in einzelne Fasern ausstrahlt. An den hinteren Augen umfassen die Nervenfasern die Retina und jede tritt von aussen her zu ihrer Zelle; die Art des Nervenantrittes scheint die verschiedene Gestalt beider Augenpaare zu bedingen.

Auch bei den anderen Spinnen, wie ihre Augenstellung auch sein möge, ist dieser Dimorphismus der Augen vorhanden; ausserdem aber finden sich in Retina und Glaskörper Eigenthümlichkeiten, welche ich wenigstens erwähnen muss. Bei *Lycosa* und *Salticus* ist die Retina der grösseren Augen nur schwach concav, und berührt nur die centralen Glaskörperzellen, während hinter den peripheren keine Retinazellen

stehen; es werden also Lichtstrahlen, welche schräg in das Auge einfallen, nicht zur Wahrnehmung gelangen.

Die Kerne der Retinazellen befinden sich in den hinteren Augen von *Lycosa* vor den Stäbchen, aber nicht unmittelbar vor denselben, wie bei *Epeira*, sondern das Vorderende der Sehzellen ist kolbig ausgezogen und der Kern sitzt in der Endanschwellung. Die Stäbchenzellkerne der äusseren Vorderrandaugen von *Salticus* liegen ganz ausserhalb der Retina, indem sie an der peripheren Grenze von Glaskörper

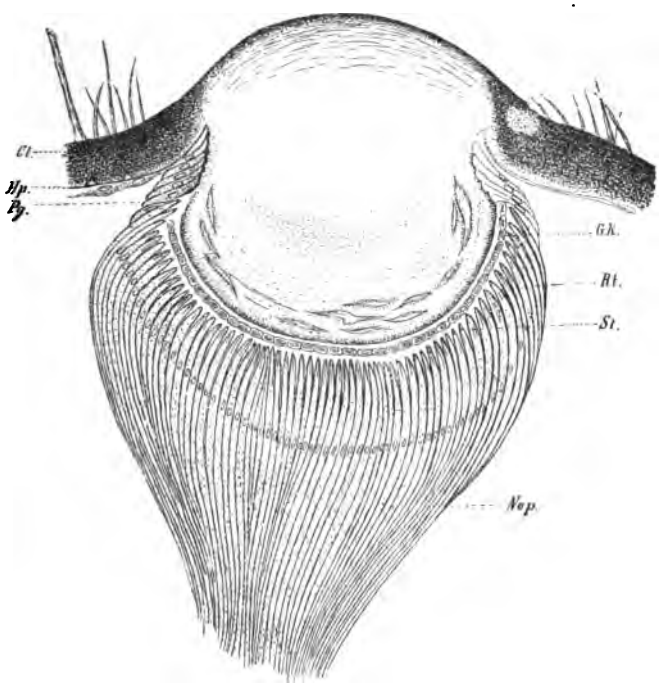


Fig. 100.
Senkrechter Schnitt durch ein Stemma von *Vespa communis* (Grenacher). Ct Chitin. Hp Hypodermis. Pg pigmentirte Hypodermiszellen am Rande des Auges. Gk Glaskörper. Nop. Nervus opticus. Rt Retina. St Stäbchen. Durchmesser des Auges 0.47 : 0,36 mm, Dicke der Linse 0,26 mm.

und Retina einen Ring oder Wulst bilden. Jeder Kern ist von einem kleinen Rest pigmentirten Zellkörpers umgeben und steht durch einen Faden aus Zellsubstanz mit seiner Zelle in Verbindung, so dass Glaskörper und Retina durch eine Schicht Fasern von einander getrennt erscheinen.

Denselben Bau, wie das Vorderauge von *Epeira*, besitzen im Allgemeinen auch die einlinsigen Augen, soweit sie bei den ausgebildeten Insecten vorkommen. Der Hauptunterschied besteht in der Entwicklung des Glaskörpers, welcher zwar in manchen Fällen *(Pulex canis*,

Musca vomitaria) aus deutlichen Cylinderzellen zusammengesetzt ist, meist aber nur eine ganz dünne Lage, nahezu ein Plattenepithel zwischen Linse und Retina bildet, welches ohne besondere Hilfsmittel kaum wahrzunehmen ist. Auch die Stäbchen sind anders als bei den Spinnen, indem sie (bei den Hymenoptern) von je zwei dünnen, stark lichtbrechenden Platten gebildet werden, die mit den Breitseiten an einander gelagert in das vordere Viertel der Retinazellen eingelassen sind. — Dicht unter jedem Stemma der Hymenoptern liegt ein Ganglion, welches schon Leydig [1]) sah, und welches ich nach der Form der Markschicht als halbmondförmiges Ganglion bezeichnen will. Die Nervenfasern der Ocellen kommen gesondert aus den centralen Theilen des Gehirnes heraus, vereinigen sich zu einem Stamme und trennen sich sofort wieder in drei Stränge, deren jeder zu einem der halbmondförmigen Ganglien tritt. (Siehe auch Fig. 142.)

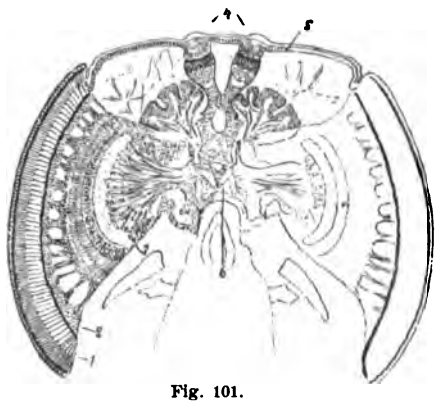


Fig. 101.
Frontalschnitt durch den Kopf einer beinahe reifen Puppe von *Polistes gallica* (es sind nur Gehirn und Augen gezeichnet, die übrigen Organe fortgelassen). 1 Seitenauge. 2, 3 Ganglion opticum. 4 Stirnaugen (Ocellen). 5 Hypodermis. 6 centraler Theil des Gehirnes.

Ein Zwischenglied zwischen diesen einlinsigen Augen ohne Retinula und den fächerförmigen Retinula-Augen der Insecten und Crustaceen scheinen die Mittelaugen der *Scorpione* [2]) zu bilden, welche zwar die Form des Stemma und nur eine Linse haben, deren Retinazellen aber gruppenweise als Retinulae zusammenstehen.

Sie liegen auf dem Cephalothorax neben einander und zwar, wie die Abbildung zeigt, nach den beiden Seiten hin gerichtet.

Wie die Spinnenaugen und die Ocellen der Insecten sind auch die Mittelaugen der *Scorpione* von einer chitinoesen Kapsel umgeben und durch eine, von dieser ausgehende, Scheidewand (die Basalmembran des Glaskörpers) in eine innere und äussere Abtheilung getrennt. Letztere besteht aus den säulenförmigen Hypodermiszellen des »Glaskörpers«, erstere aus den Sinneszellen, Nervenfasern und pigmentirten Bindesubstanzzellen.

---

[1]) F. Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

[2]) V. Graber, Das unicorneale Tracheaten-Auge. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1880 Bd. 17.

E. Ray Lankester and Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus. Quarterly Journal of Microscopical Science vol. XXIII.

Die Sinneszellen sind pigmentlos, von der Gestalt eines Kanonenrohres, und tragen an einer Seite ein rinnenförmiges Rhabdomer,

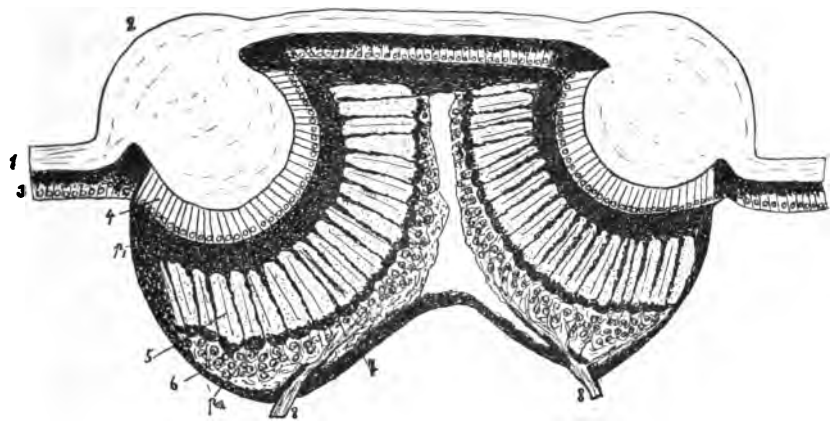


Fig. 102.
Senkrechter Schnitt durch die beiden Mittelaugen von *Euscorpius italicus*, juv. nicht entfärbt. 1 Chitinpanzer. 2 Chitinlinse. 3 Epithel. 4 Glaskörper (Linsenbildungszellen). 5 Retinula. 6 Kerne und Phaosphaeren der Retinulazellen. 7 Augenkapsel. 8 Nervus opticus. p^1 äussere, p^2 innere Schicht der Pigmentzellen. Durchmesser eines Auges 0,286 mm, Länge der Glaskörperzellen 0,028 mm.

welches bei älteren Thieren mit den benachbarten Rhabdomeren der fünf zu einer Retinula gehörigen Zellen zu dem spindelförmigen Rhabdome verschmilzt, dessen Querschnitt die Gestalt eines fünfstrahligen Sternes zeigt. Bei jüngeren Thieren sind die Rhabdomere viel dünner und noch nicht so innig mit einander vereinigt (Fig. 105 c).

In engstem Zusammenhange mit der Vereinigung der Retinazellen zu Gruppen steht das Vorhandensein von Pigmentzellen, welche jede Retinula von der anderen trennen, während bei den Augen ohne Retinulabildung die Retinazellen selbst pigmentirt und dadurch isolirt sind. Bei dem *Scorpion* sind drei Lagen von Pigmentzellen zu unterscheiden, deren äusserste die mächtigste ist; hier entspricht jeder Retinulazelle eine Pigmentzelle, welche ihrem verjüngten Ende sich anschmiegend dasselbe auch nach aussen zu umfasst, so dass nur eine punktförmige Lücke über der Spitze der Retinula bleibt, durch welche das Licht eintreten kann. Fig. 105 zeigt einen kleinen Theil eines Flächenschnittes durch diese Pigmentzone, durch welchen eine Retinula (a) gerade an der Spitze, die andere (b) dicht darunter getroffen wurde, während in c tiefer gelegte Querschnitte durch vier Retinulae dargestellt sind. Es ergibt sich daraus, dass jede Retinula im Verhältniss zu ihrer Grösse nur sehr wenige Lichtstrahlen empfängt.

Eine andere Pigmentschicht oberhalb der Kerne der Retinulazellen besteht aus weniger zahlreichen und dünneren Zellen, und als dritte Schicht kann eine unregelmässige Lage von Pigmentzellen betrachtet werden, deren Ausläufer die unteren Enden der Retinulazellen umgeben. Es findet sich hier wieder der bis jetzt seltene Fall, dass die

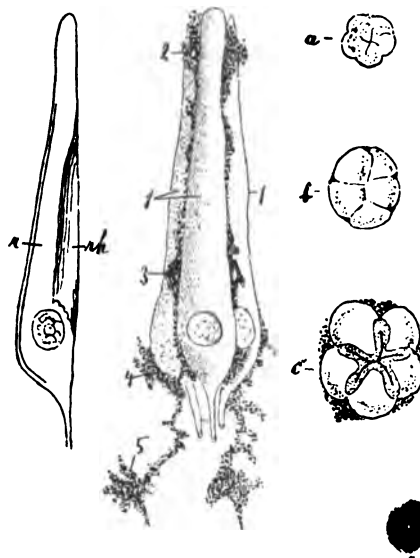


Fig. 104.

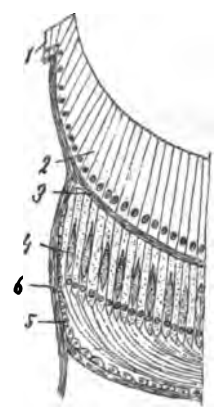


Fig. 103.

Fig. 105

Fig. 103. Randtheil eines senkrechten Schnittes durch ein Mittelauge von *Androctonus citrinus* (Ray Lankester). 1 Epithel. 2 »Glaskörper« (Linsenbildungszellen). 3 Basalmembran. 4 Retinula. 5 Zellen an der Innenseite der Retinakapsel. 6 Retinakapsel.

Fig. 104. Seitliche Ansicht einer Retinula des Mittelauges. 1 Sehzellen mit den Pigmentzellen 2, 3, 4, 5. a, b, c drei Querschnitte der Retinula in verschiedener Höhe, in c das Rhabdom getroffen; links eine einzelne Sehzelle r mit dem Rhabdomer rh (Ray Lankester).

Fig. 105. Querschnitte durch die Retina eines jungen *Euscorpius italicus*, nicht entfärbt. a Spitze einer Retinula, b dicht unter derselben, c in der Mitte der Retinulae. Die Stäbchensäume, in Wirklichkeit homogen und farblos, sind zu kräftig wiedergegeben.

zu einer Retinula gehörigen Zellen nur mit dem oberen und mittleren Theile eng aneinander liegen, mit dem unteren, kernhaltigen aber frei sind.

Die Nervenfasern bilden eine ziemlich dicke Lage zwischen den centralen Enden der Retinula und der Kapsel, welche auf ihrer Innenseite mit einer epithelartigen Schicht von Pigmentzellen belegt ist, und den getheilt eintretenden Nerv eine Strecke weit nach innen begleitet. Ein peripheres Ganglion des Opticus (Retinaganglion) konnte ich hier nicht finden, auch von den Spinnen ist es bis jetzt unbekannt.

Die Retinula von *Androctonus* und von *Euscorpius italicus* unterscheidet sich, abgesehen von der grösseren Dicke der letzteren, dadurch, dass hinter, und — wenigstens bei jungen Thieren — auch vor oder

neben dem Kern ein kugeliger, lichtbrechender Körper liegt, von gleicher Beschaffenheit wie das Rhabdomer, den wir schon in der Retinazelle des Seitenauges bei diesen Thieren antrafen. Die Unbestimmtheit der Lage und das Vorhandensein bei nur der einen Art verhindern uns, diesen Phaosphaeren hier eine grosse Bedeutung für die Lichtempfindung zuzuschreiben. Wichtig ist, wie schon oben erwähnt, das Vorkommen aber deshalb, weil es zeigt, dass stäbchenähnliche Körper sowohl vor als hinter dem Kern gebildet werden können und die Lage der Stäbchen in den hinteren Spinnenaugen dadurch weniger fremdartig erscheint.

Hier ist wohl die passendste Stelle, um die Augen von *Limulus polyphemus*[1]) zu erwähnen, welche in ihrem Bau mit keiner anderen Gruppe vollkommen übereinstimmen, dagegen mit mehreren derselben Berührungspunkte besitzen. Bei *Limulus* finden sich sowohl Seiten- als Mittelaugen; letztere sind sehr klein, einlinsig und zweischichtig, die Zellen des Glaskörpers nicht wesentlich von denen der Hypodermis verschieden. Unter dem Glaskörper liegen, rings umgeben von stark pigmentirten Bindesubstanzzellen, die Sehzellen vereinzelt oder in verschiedener Zahl zu Retinulae vereinigt. Das Ganze macht den Eindruck eines in Rückbildung begriffenen Organes.

Ueber den Seitenaugen bildet die Chitinschicht eine nierenförmige Verdickung, die Linse, welche aussen glatt, an der Innenseite mit kegelförmigen Vorsprüngen besetzt ist, die als secundäre Linsen aufzufassen sind. Unter jeder Linse liegt eine Gruppe von wahrscheinlich zehn Sinneszellen zu einer Retinula vereinigt. Die rinnenförmigen Rhabdomere an der inneren Hälfte der Zellen bilden zusammen ein Rhabdom mit sternförmigem Querschnitt, dessen oberer Theil hohl, der untere massiv ist.

Diese Retinulae liegen in der Hypodermis, jede einzelne von verlängerten und pigmentirten Zellen derselben und der Basalmembran umgeben, dicht beisammen, ohne sich zu berühren.

Betrachtet man, was ohne Zweifel erlaubt ist, eine Retinula des *Limulus* mit ihrem Linsenkegel als einem Einzelauge, wie es *Julus*, *Glomeris* und der *Scorpion* besitzen, gleichwerthig, dann ist einerseits das einzelne Myriapoden- oder Scorpionauge mit einer Retinula des *Limulus*, andererseits die Gesammtheit der Retinulae des *Limulus* mit

[1]) E. Ray Lankester and Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journal of Microscop. Science vol. XXIII new Serie.

Packard A. S., Structure of the Eye of Limulus. Annals of Nat. Hist. vol. 5. (Packard fand keine Retinulazellen unter dem Kegel und nahm an, der Nerv setze sich direct an diesen an.)

der Summe der Einzelaugen der genannten Myriapoden oder des Scorpions vergleichbar. Es zählen somit die Seitenaugen des *Limulus* zu den einfachsten, im Epithel gelegenen, einschichtigen Arthropodenaugen, die dicht beisammen liegend gleich denen von *Scutigera* unter einer ge-

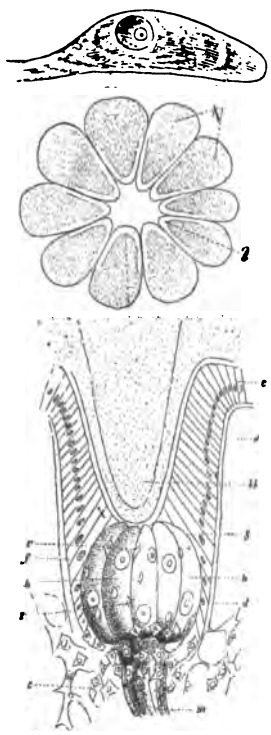


Fig. 107.

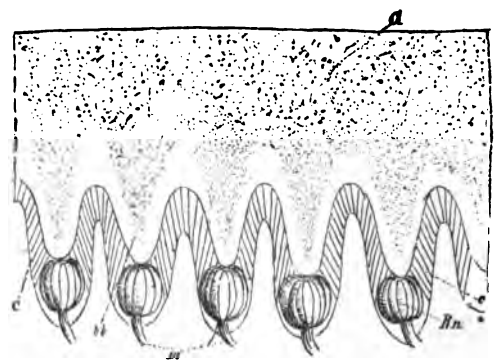


Fig. 106.

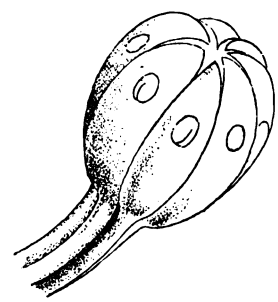


Fig. 108.

Fig. 106. Theil eines senkrechten Schnittes durch ein Seitenauge von *Limulus polyphemus* (Ray Lankester). a Chitinschale über dem Auge. bb Linsenkegel. c Epithel. m Nervenfasern. Rn Retinula.

Fig. 107. Eine Retinula mit Cuticularlinse, stärker vergrössert (Ray Lankester). c Epithel. d Basalmembran. e Bindegewebe. f perineurale Epithelzellen. h Sehzellen. m Nervenfasern. r intracapsuläres Bindegewebe. Darüber: Querschnitt einer Retinula und eine Retinulazelle, von der Seite gesehen. 1 Retinulazelle. 2 Rhabdom.

Fig. 108. Eine Retinula des Centralauges von *Limulus polyphemus* (Ray Lankester).

meinsamen Wölbung der Körperbedeckung zusammengefasst sind, ohne jedoch dabei ihre Selbständigkeit als Einzelaugen aufzugeben; denn jedes besitzt seine eigene, von der Basalmembran gebildete Kapsel. Auch für die geringe Anzahl ihrer Zellen, welche den Seitenaugen der Scorpione gegenüber auffällt, finden sich Beispiele in den Einzelaugen der Myriapoden, während die Rhabdombildung in derartigen einfachen Sehorganen ihr Gegenstück eben in den Seitenaugen der Scorpione besitzt.

Zusammengesetzte Augen der **Insecten** und **Crustaceen.**

In dem Mittelauge des *Scorpions* fand sich die Retina aus isolirten Gruppen von Sehzellen zusammengesetzt, welchen allen aber, wie in den übrigen becherförmigen Arthropodenaugen, eine Linse gemeinsam war, unter der sich die Hypodermiszellen in ununterbrochener Schicht hinzogen. Der wesentlichste Unterschied zwischen diesem Scorpionauge und den zusammengesetzten (fächerförmigen) Augen der Insecten und Crustaceen liegt, wie schon oben erwähnt, darin, dass auch die Hypodermis (der Glaskörper) an der Gruppirung Theil nimmt und zugleich für jede Retinula einen lichtbrechenden Körper ausscheidet, wodurch dann wieder die Gestalt des Fächerauges bedingt zu sein scheint.

Die einer Retinula zugehörige Gruppe von Hypodermiszellen besteht gewöhnlich aus vier Zellen, welche zusammen einen Kegel bilden, dessen Spitze nach der Retinula und dessen Basis nach aussen gerichtet ist. Diese Zellen werden als Krystallzellen bezeichnet und ihre Thätigkeit ist in erster Linie die aller Hypodermiszellen, nämlich an der Aussenseite die Bildung des Chitinpanzers, der das Auge ebensowohl wie den übrigen Körper bedeckt, und, soweit er zu dem Auge gehört, als Cornea bezeichnet wird. In vielen Fällen entstehen dann innerhalb der Zellen auch noch durchsichtige und lichtbrechende Körper, welche zusammen ein Stück, den sogenannten Krystallkegel, bilden. Meistens bleiben dabei die Krystallkegel von der Cornea durch Reste der Krystallzellen und die Kerne derselben getrennt, zuweilen, wie bei *Elater noctilucus, Lampyris, Cantharis melanura*, verschmilzt der Kegel an seiner Basis mit der Cornea.

Die Bildung der Cornea kann in verschiedener Weise vor sich gehen, so dass sie entweder ebenso glatt ist wie der übrige Panzer, oder über jedem Einzelauge nach aussen, beziehungsweise nach aussen und innen, convex gewölbt ist. Die so entstehenden, dicht an einander liegenden Cornealinsen gaben Veranlassung zu der Bezeichnung des Insectenauges als Facettenauge, welche jedoch nicht für alle Fälle eine zutreffende ist. Die Facetten der Cornea sind in manchen Fällen *(Nachtfalter)* sehr regelmässig sechsseitig, in anderen (*Locusta*) ganz unbestimmt und wechselnd in Bezug auf Grösse und Gestalt. Bei Raubinsekten (*Libellen*, *Raubfliegen*) ist der obere Theil des Auges gröber facettirt als der untere und die Grenze beider Theile ziemlich scharf als eine mehr oder weniger gebogene Linie sichtbar.

Als mittleren Durchmesser einer Facette kann man 0,02—0,03 mm rechnen, mit einer unteren Grenze von 0,016 mm (*Lycaena Alexis*) und einer oberen von 0,094 bei *Cerambyx heros*, einem grossen einheimischen

Bockkäfer. Da die Grösse der Facetten durch diejenige der darunterliegenden Krystallzellen bedingt ist, so lässt sich aus ihr auf die Grösse derselben und der übrigen histologischen Elemente dieser Augen zurückschliessen.

Die polygonale Form der Facetten wird nur durch die gegenseitige Einwirkung der benachbarten, ursprünglich kreisförmigen Cornealinsen hervorgerufen, ist also eine Folge des Druckes, den diese auf einander ausüben; deshalb wird bei einer gegebenen Oberfläche der Cornea ein Auge mit relativ wenigen Einzelaugen kreisförmige, ein solches mit verhälnissmässig vielen Ommatidien sechsseitige Facetten besitzen. Aus demselben Grunde sind die am Rande des Auges liegenden Cornealinsen an ihrer Aussenseite kreisförmig, und nur eckig, soweit sie sich mit den Facetten der nächsten Reihe berühren.

Die Stellen der Cornea, welche gerade in der Sehaxe der Einzelaugen liegen, sind immer farblos, welche Färbung auch sonst der Chitinpanzer des Thieres zeigen mag; die meist schwarze oder braune Farbe des Auges wird durch das unter der Cornea befindliche Pigment hervorgerufen. Dabei zeigt sich der Unterschied, dass bei lichtscheuen Thieren die ganze Cornea durchsichtig ist, dagegen bei vielen Tagthieren die Cornealinsen farbig umrandet sind. Die einzelnen Facetten der Mücken z. B. sind durch braune Pigmentbänder von einander abgegrenzt, die der Tagschmetterlinge durch gelbe; auch Schmetterlinge von dem allgemeinen Typus der Nachtfalter, welche aber am Tage fliegen, besitzen tiefschwarze (*Zygaena*) oder gelbe Ringe (*Macroglossa*). Eigenthümlicher Weise sind bei einigen am Tag fliegenden Schmetterlingen (*Plusia gamma* z. B.) die Krystallkegel gelb pigmentirt.

Das glühende Leuchten, welches den Augen der Nachtschmetterlinge eigen ist, beruht auf der Reflexion einfallender Lichtstrahlen, welche vielleicht durch die in dem Auge verzweigten Tracheen bewirkt wird.

Bei zahlreichen Insecten ist, wie gesagt, mit der Erzeugung der Cornea die Thätigkeit der Krystallzellen abgeschlossen und sie bleiben nachher unverändert bestehen. Bei anderen wandeln sich die Zellen ganz oder zum grössten Theil in ein kegelförmiges Gebilde um, welches entweder flüssig, beziehentlich gallertig bleibt oder zu einem festeren, lichtbrechenden Krystallkegel erstarrt.

Nach diesem Verhalten der Krystallzellen kann man die Fächeraugen der Arthropoden in drei Gruppen eintheilen.

1. Acone Augen, in welchen die Krystallzellen zeitlebens unverändert bleiben; sie finden sich bei den Käfern mit Ausnahme der Pentameren, bei den Heteropteren oder Wanzen, den langfühlerigen Dipteren (*Tipulariden*) und den Ohrwürmern (*Forficula*) unter den Orthopteren.

2. Pseudocone Augen, bei welchen unter Veränderung der Zellen ein lichtbrechendes Medium ausgeschieden wird, das aber nicht mit dem typischen Krystallkegel morphologisch in gleiche Linie gestellt werden kann und als Pseudoconus bezeichnet wird. Sie kommen nur den Dipteren und zwar den kurzfühlerigen Fliegen zu.

3. Eucone Augen mit ächten Krystallkegeln, welche vielen Crustaceen, den Schmetterlingen, pentameren Käfern und den übrigen in den beiden ersten Gruppen nicht erwähnten Insecten eigen sind.

Die Retinula der Insecten und Crustaceen besteht aus 4—8 dicht an einander liegenden oder theilweise mit einander verwachsenen Zellen; doch kommt letztere Zahl nur selten (Hymenopteren und Cicaden) vor, und für die Insecten sind sieben Zellen die Regel.

Das Rhabdom ist durch seine Widerstandsfähigkeit gegen die zur Conservirung der Augen benutzten Reagentien bedeutend von den Stäbchen der Wirbelthiere verschieden und erinnert in seiner Consistenz eher an die Stäbchen der Alciopiden. In manchen Fällen sind die Rhabdome der Arthropoden roth gefärbt, diese Farbe jedoch viel lichtbeständiger als der Sehpurpur der Wirbelthiere.

Eine Art des Aufbaues der Retinula — die gleichmässige Stellung der Zellen um eine gemeinsame Achse — haben wir in dem Mittelauge des Scorpions kennen gelernt; sie findet sich ferner bei den kurzfühlerigen Dipteren, bei Käfern und Crustaceen.

In anderen, einfacheren Fällen (langfühlerige Fliegen, Wanzen, Käfer und Forficuliden), sind die Zellen ziemlich isolirt, eine steht in der Mitte und die sechs anderen im Kreise darum. Das Rhabdom ist im ersteren Falle röhrenförmig, indem die einzelnen an der axialen Seite der Zellen liegenden Stäbchensäume sich gar nicht oder nur mit ihren Seitenflächen berühren, im zweiten trägt jede Zelle ihr Stäbchen in ihrem vorderen Ende, ohne dass es mit dem der Nachbarzelle in Berührung kommt. — Bei Hymenopteren, Orthopteren, Cicaden, Tagschmetterlingen und vielen Crustaceen verschmelzen die Rhabdomere zu einem einfachen Stab, dem Rhabdom, welches bei allen Schmetterlingen ausser den Tagfaltern, vielen Käfern, den Neuropteren und Crustaceen nicht in der ganzen Länge der Zellen, sondern nur auf einer kürzeren, meist erweiterten Strecke der Retinula, häufig in Spindelform, zur Ausbildung kommt. — Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen der Consistenz des Krystallkegels, der Gestalt und Färbung der Rhabdome und der Lebensweise der Thiere.

Sehr weich sind die Krystallkegelbildungen der Orthopteren, Hymenopteren, Neuropteren, Tagschmetterlinge, der meisten Krebse und der aconen und pseudoconen Dipteren; fester die der meisten Käfer und der Nachtschmetterlinge. Alle Thiere der ersten Gruppe und von

den Krebsen die kurzschwänzigen (Krabben), besitzen stabförmige, farblose Rhabdome von ziemlich gleicher Länge mit der Retinula. Gleichfalls farblos und stabförmig sind sie aus der zweiten Gruppe bei den Tagkäfern (*Carabus auratus*), farblos und spindelförmig bei dem *Hummer*, dem *Palaemon* und von den Käfern bei *Silpha obscura*; dagegen spindelförmig und roth bei dem *Flusskrebs* und unter den Käfern bei *Procrustes*, *Scarabaeus*, *Dytiscus*, sowie bei den Nachtschmetterlingen. Es haben also im Allgemeinen lichtscheue Arthropoden spindelförmige, rothgefärbte Rhabdome und meist harte Krystallkegel, die Tagthiere dagegen weichere Kegel und stabförmige, farblose Rhabdome, während Thiere, die zur Gruppe der lichtscheuen gehören, aber doch das Tageslicht nicht vermeiden, wie der *Hummer*, *Palaemon* und *Silpha*, bei den sonstigen Charakteren ihrer Gruppe doch farblose Rhabdome besitzen.

Jede Retinula mit dem zugehörigen Krystallkegel und der Corneafacette bezeichnet man kurz, aber nicht ganz mit Recht, als Einzelauge[1]). Oefters sind die Retinulazellen mit Ausnahme des Stäbchensaumes durch und durch mit Pigment imprägnirt, und der Krystallkegel oder die ihn vertretenden Gebilde sind von Pigmentzellen umgeben, die wenigstens bei den Insecten sehr regelmässig in der Zweizahl vorhanden sind, und hier als Hauptpigmentzellen bezeichnet werden. Ausserdem ist jedes Einzelauge von den benachbarten durch eine grössere Anzahl cylindrischer oder spindel- und fadenförmiger Pigmentzellen getrennt.

Die sämmtlichen Einzelaugen sind in eine chitinöse Kapsel eingeschlossen, deren äussere Fläche von der dicken Cornea gebildet wird, während eine dünnere, für den Durchtritt der Nervenfasern durchlöcherte Chitinmembran, hervorgegangen aus der Basalmembran der embryonalen Hypodermiszellen, als Boden das Auge gegen das Gehirn zu abgrenzt.

Die Gestalt des ganzen, selten aus nur wenigen, meist aus vielen Hunderten und Tausenden von Ommatidien bestehenden Auges[2]) ist die eines Kegels mit convexer Basis, dessen dem Gehirn zugewandte Spitze durch eine convexe, concave oder ebene Fläche abgeschnitten ist. Sie wird abhängen einerseits von der Entfernung der Cornea von dem Boden der Augenkapsel, das heisst von der Länge der Einzel-

[1]) Nennt man mit Ray Lankester das Einzelauge ohne die Chitinlinse Ommateum, dann könnte man vielleicht für das ganze Einzelauge den Ausdruck Ommatidium wählen.

[2]) Eine *Ameise* besitzt nach Will ungefähr 50, *Formica rufa* nach Grenacher 500, der Schmetterling *Sphinx atropos* 12000 Einzelaugen in jedem Auge.

augen, andererseits von dem Verhältniss der Corneaoberfläche zu der des Bodens; erstere kann so sehr die Grundfläche überwiegen, dass das Auge in extremen Fällen vollkomen kugelig wird (*Leptodora hyalina*) und dann allerdings einen sehr bedeutenden Gegensatz zu dem anderen Extrem bildet, wo es, wie bei dem Ohrwurm, einen Ausschnitt aus der Wand einer Hohlkugel darstellt.

Bei den Insecten ist der Boden des Auges im Allgemeinen convex und der Cornea nahezu concentrisch. Diese kann flach sein, so dass sie nur uhrglasförmig über die Oberfläche des Kopfes hervortritt, oder stark gewölbt, so dass die Augen unter Umständen zwei Halbkugeln bilden, welche, die ganze Seite des Kopfes einnehmend, auf dem Scheitel einander berühren, wie bei den Libellen.

Die Beziehungen und Verbindungen des Gehirns mit dem Auge sind von sehr merkwürdiger und zusammengesetzter Art, indem für gewöhnlich (bei höheren Insecten und Crustaceen) ein centrales, meist sehr grosses, dem Gehirn anliegendes und ein kleineres, von diesem mehr oder weniger entferntes peripheres Ganglion opticum zu unterscheiden sind. Das centrale Ganglion hat häufig die Form eines Kegels, das periphere die einer hohlen Kegelspitze oder ist kugelförmig oder schliesslich, dem Augenboden concentrisch und nahe an demselben, flächenhaft ausgebreitet. Aus dem peripheren Ganglion treten die Nervenfasern entweder in nahezu parallelen Strängen oder zu verästelten Stämmen vereinigt oder vereinzelt auf kürzestem Wege (direct) an das Auge und zu den Retinulazellen, während sie bei dem Uebertritt aus dem centralen in das periphere Ganglion sich vollkommen kreuzen und so ein Chiasma bilden. Häufig sind die Nervenfasern bis in das Chiasma und die Ganglien hinein mit Pigmentkörnchen bedeckt.

Die verschiedenen Abänderungen in der Anordnung beider Ganglien werden bei den einzelnen Gruppen Erwähnung finden, in welchen ich der Reihe nach Vertreter der aconen, pseudoconen und euconen Insectenaugen und schliesslich der Crustaceenaugen bespreche.

Acone Augen. Die Einzelaugen der Schnake, *Tipula*, lassen die hier in Frage kommenden Bestandtheile besonders deutlich erkennen. An die Innenfläche der nach aussen sehr stark, nach innen kaum gewölbten Cornealinsen, welche durch intensiv braun gefärbte Zonen von einander getrennt sind, setzt sich je ein kurzer und flacher Kegel, dessen Spitze nach innen gerichtet ist. Dieser Kegel besteht aus vier Zellen, den Krystallzellen, deren mitten in den Zellen gelegenen Kerne den Semper'schen Kernen in den euconen Augen homolog sind; seine Spitze wird von zwei Pigmentzellen, den Hauptpigmentzellen umhüllt.

An den Krystallzellenkegel schliesst sich die Retinula an; jede Retinula besteht aus sieben selbständigen, cylindrischen Zellen, welche auf der Basalmembran des Auges breit aufsitzen und mit den etwas abgerundeten Vorderenden nach der Spitze des Zellenkegels hinstreben. Die Mittelzelle ist bedeutend dicker als die Randzellen, ihr Vorderende aber stark verjüngt, so dass die ganze Retinula ungefähr die Gestalt einer Granate besitzt. Jede Zelle enthält in ihrem centralen Ende einen grossen Kern, in dem äusseren ein Stäbchen (Rhabdomer). Dieses steckt in der Centralzelle wie ein Nagel, allseitig von Zellsubstanz umgeben und ragt über die Rhabdomere der Randzellen hinaus, welche nur an der axialen Seite einer jeden Randzelle abgesondert werden. An dem vorderen Ende sind diese Stäbchen rinnenförmig und liegen in der Peripherie der Zelle, mit der convexen Seite nach der Achse der Retinula gerichtet, weiter nach hinten zu treten sie in die Zelle hinein und erhalten die Form eines in eine feine Spitze ausgezogenen Kegels. Die Einzelaugen sind von einander durch kurz prismatische, pigmentirte Zellen getrennt (Fig 109'), welche die Zwischenräume zwischen den Zellenkegeln vollkommen ausfüllen.

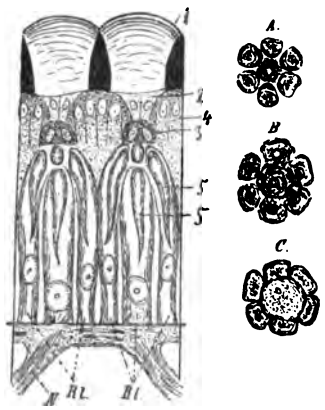


Fig. 109.
Verticaler Schnitt durch zwei Einzelaugen von *Tipula* (Grenacher). 1 Cornealinse. 2 Krystallzellen. 3 Hauptpigmentzellen. 4 Nebenpigmentzellen (Hypodermiszellen). 5 Stäbchen. N Nervenfasern. Rl Retinulazelle.
A, B, C Querschnitte einer Retinula an der Spitze, in der Mitte und an der Basis.
Dicke einer Cornealinse 0,025 mm.

Es muss hier noch hervorgehoben werden, dass, obschon das *Tipula*-Auge für die langfühlerigen Dipteren als Typus gelten kann, doch in derselben Unterordnung auch eucone Augen vorkommen (*Corethra*).

In den aconen Augen der Orthoptern, Käfer und Wanzen ist der gleiche Typus gewahrt, die Retinulae ähneln aber durch ihre schlankere Form und das engere Anschliessen der Zellen an einander mehr denen der pseudoconen und euconen Augen.

So finden wir es z. B. bei dem Ohrwurm, *Forficula auricularia*. Die Augen erheben sich kaum über die Körperoberfläche und sind, was ihre äussere Form betrifft, dadurch bemerkenswerth, dass die Basalmembran mit der Cornea fast vollkommen concentrisch ist, das Auge also eine sehr regelmässige, bei Insecten nicht häufige, Figur besitzt. — Eine ganz allgemeine Einrichtung an dem Insectenauge ist die, dass an dem Rande des Auges eine dünne, verschieden hohe Leiste von der Cuticula

nach innen zu vorspringt, welche die Einzelaugen stützt und in ihrer Lage erhält. Ganz besonders stark ist diese Ringleiste nun hier entwickelt,

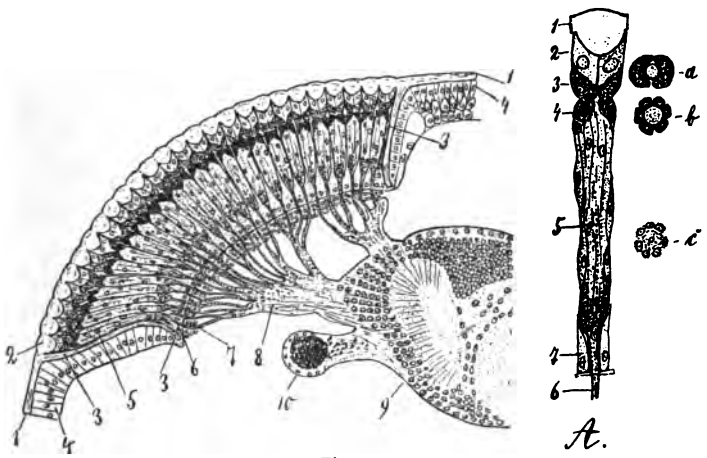


Fig. 110.

Senkrechter Schnitt durch die Mitte des Auges einer *Forficula auricularia*, bald nach der Häutung. 1 Cuticula. 2 Cornealinse. 3 Querschnitt der Ringleiste. 4 Epithel. 5 Retinula. 6 Basalzellen. 7 Zellen unter der Basalmembran. 8 Einer der Stämme des Sehnerven. 9 Centrales Ganglion opticum. 10 Rest des Larvenauges. Durchmesser des Auges nahezu 0,5 mm, Länge eines Ommateum 0,116 mm, Dicke und Durchmesser der Cornealinse 0,034 mm, Länge des ganzen Einzelauges ca. 0,15 mm.

A. Ein Einzelauge, stärker vergrössert. 1 Cornealinse. 2 Krystallzellen. 3 Hauptpigmentzellen. 4 Nebenpigmentzellen. 5 Retinula, umgeben von den fadenförmigen Zellen. 6 Nervenfasern. 7 Interstitielle Zellen. a Querschnitt durch die Hauptpigmentzellen und die Spitze des Zellkegels; b durch das äussere Ende der Retinula und die Nebenpigmentzellen; c durch die Mitte der Retinula und die fadenförmigen Zellen (sieben Kerne derselben auf dem Querschnitt).

wo sie, in ihrem ganzen Umkreise von der Cuticula bis zur Basalmembran reichend, eine vollständige und sehr starke Kapsel um das Auge bildet.

Die Einzelaugen sind gegenüber denen von *Tipula* schlank, im Verhältniss zu den Ommateen der euconen Augen immer noch gedrungen zu nennen.

Die Cornealinsen sind sehr stark lichtbrechend, nach aussen nur wenig, nach innen stark parabolisch gewölbt und ebenso dick als breit. An sie reiht sich der aus den vier Krystallzellen gebildete Kegel, dessen Basis der Linse entsprechend concav ausgeschnitten ist und der sonst seiner Form nach mit einem Traubenkerne verglichen werden kann. Seine Spitze wird von den beiden hörnchenförmigen Hauptpigmentzellen umfasst.

Das distale Ende jeder Retinula wird von sechs kleinen, sehr dunkel gefärbten Nebenpigmentzellen kranzförmig umgeben. Die an ihrem äusseren Ende breite, nach innen zu verschmälerte Retinula wird von langen, fadenförmigen, pigmentirten Zellen mit länglichen Kernen umhüllt, welche von dem Ende der Retinula bis zum Anfange derselben

reichen und nicht mit einander verkittet sind. Dadurch erhält das Einzelauge eine gleichmässig cylindrische Gestalt bis kurz vor der Basalmembran, wo es sich verjüngt und abgerundet endigt. Hier ist das Pigment in den Fadenzellen besonders stark entwickelt.

Ehe die mit Pigmentkörnchen besetzten Nervenfasern an die Retinula antreten, verlaufen sie eine kurze Strecke weit innerhalb des Auges; der zwischen ihnen bleibende Raum wird von farblosen, hellen Zellen mit kugeligen Kernen, den interstitiellen Zellen, ausgefüllt.

Der Ganglienapparat des Auges ist im Verhältniss zu anderen Insecten sehr einfach gebaut. Das centrale Ganglion opticum liegt dem Gehirnganglion dicht an, und die von ihm ausstrahlenden Nervenfasern vereinigen sich zu mehreren dicken Stämmen, welche sich kurz darauf in ebenso viele dünne Stränge von Nervenfasern theilen, als Einzelaugen vorhanden sind. In gleichmässigen Abständen durchsetzen diese isolirten Stränge die Basalmembran und treten in das Innere des Auges. Das Pigment, mit welchem sie dort versehen sind, setzt sich nach aussen bis in die Nervenstämme hinein fort.

Das von mir untersuchte Thier war ein frisch gehäutetes, noch ganz weisses Exemplar. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, dass das Auge noch nicht stark pigmentirt und dadurch so übersichtlich war. Andererseits liegt darin auch vielleicht der Grund, dass die Stäbchen kaum sichtbar und nur bei genauester Beobachtung und mit sehr starken Objectiven eben zu unterscheiden waren, so dass ich sie nicht nach eigener Anschauung schildern kann.

Wie bei *Tipula* sind es auch hier sieben, eines central und die übrigen um dasselbe im Kreise stehend; das mittlere übertrifft die peripheren an Länge; alle sind sie vorne und hinten gleich dick und an beiden Enden abgerundet. Die randständigen Stäbchen bilden prismatische Cuticularsäume und sind zu einem sechsseitigen, hohlen Prisma zusammengefügt, welches das Centralstäbchen umschliesst.

Pseudocone Augen sind bis jetzt nur von den kurzfühlerigen Diptern, den Fliegen bekannt. Als Beispiel mag Musca vomitoria dienen. Die Basalmembran der grossen Augen ist nur um weniges kleiner als die Cornea, so dass das Auge ähnlich dem von *Forficula* die Form eines Segmentes aus der Wand einer Hohlkugel hat; seine grösste Ausdehnung besitzt es in der Richtung von oben nach unten. Die vordersten Retinulae stehen nahezu senkrecht auf der Basalmembran, in der Mitte des Auges nehmen sie eine mehr nach hinten geneigte Lage an und die letzten sind, um noch einen Blick nach hinten zu erhaschen, nicht nur sehr schräg gestellt, sondern sogar gebogen, während alle anderen Retinulae ganz gerade sind. Bei dieser Stellung der Einzel-

augen sieht das Thier zwar nach der Seite und seitlich nach vorne und hinten, nicht aber gerade nach vorne. Das Experiment zeigt auch, dass eine Fliege ruhig sitzen bleibt, wenn man ihr einen zugespitzten Gegenstand von vorne nahe bringt, bei seitlicher Annäherung aber meist schnell entflieht.

Vorne ist das Auge durch eine schmale, nach innen gerichtete Falte des Panzers und der Hypodermis abgegrenzt (Fig. 112x), auch an der Rückseite findet sich eine solche, aber weniger tiefe Einsenkung, wogegen die Rückwand des Auges durch eine runde Chitinleiste gestützt ist, deren Querschnitt die Abbildung zeigt (Fig. 112 y). Die Seitenwand des Auges (Cornea) ragt nicht sehr viel über die Oberfläche des Kopfes hervor und zerfällt in eine grosse Anzahl planconvexer Linsen (Facetten), welche sowohl an der Aussen- als an der Innenseite durch schmale Furchen von einander getrennt sind.

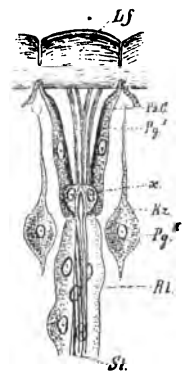


Fig. 111.
Aeusseres Ende eines Einzelauges von *Musca vomitoria* (Grenacher). Kz Krystallzellen. Lf Linsenfacette. Pg^{I} Hauptpigmentzellen. Pg^{II} Nebenpigmentzellen. PsC Pseudoconus. Rl Retinula. St Stäbchen. x Spitze des Rhabdoms. Dicke der Facette 0,018 mm, Durchm. derselben 0,03 mm, Länge des Pseudoconus mit den Krystallzellen 0,042 mm. In dem conischen Hohlraume sind zarte Stränge (Reste der Pseudoconi) zu erkennen.

Unter jeder Cornealinse findet sich ein kegelförmiger, mit Flüssigkeit oder Gallerte gefüllter Raum, dessen Gestalt anscheinend durch die ihn umhüllenden und mit den äusseren Enden in die Furchen zwischen den Cornealinsen eingreifenden Pigmentzellen bestimmt wird, — das als Pseudoconus bezeichnete Gebilde. Seine abgestumpfte Spitze stösst an die vier Krystallzellen, welche ebenfalls kegelförmig zusammengelagert eine breitere Basis nach aussen, die Spitze nach innen kehren; sie sind die Mutterzellen des Pseudoconus und gleich ihm von den beiden schon erwähnten Hauptpigmentzellen umgeben, ihre Kerne homolog den Semper'schen Kernen, die in den euconen Augen meist vor dem Krystallkegel liegen. An die Krystallzellen stösst die Retinula an, welche nach innen zu sich allmählich verjüngt und so einen sehr langgezogenen Kegel darstellt, der den vordersten Abschnitt des Auges, den Pseudoconus, um mehr als das sechsfache an Länge übertrifft. Sie besteht aus sieben, der Länge nach mit einander verschmolzenen Zellen, welche zusammen die Wand einer Röhre bilden, an deren Innenseite die Stäbchen (Rhabdomere) als kreisrunde, stark lichtbrechende Leisten vorspringen; diese berühren sich nur an dem vordersten Ende, sonst verlaufen sie von einander getrennt, bis sie an dem hinteren Ende, allmählich blässer werdend, verschwinden. Ein Rhabdomer ist immer

in der Mitte der sechs übrigen gelegen, indem es von einer sehr schmalen Leiste des Zellkörpers getragen in das Lumen der Retinularöhre weiter hineinragt. — Während sonst die Stäbchen nur an die Krystallzellen anstossen, reichen sie hier ausnahmsweise bis in dieselben hinein und enden da etwas verdickt und abgerundet.

Von den sieben Kernen der Retinulazellen liegen fünf in dem obersten Ende der Retinula, während der sechste etwas weiter von

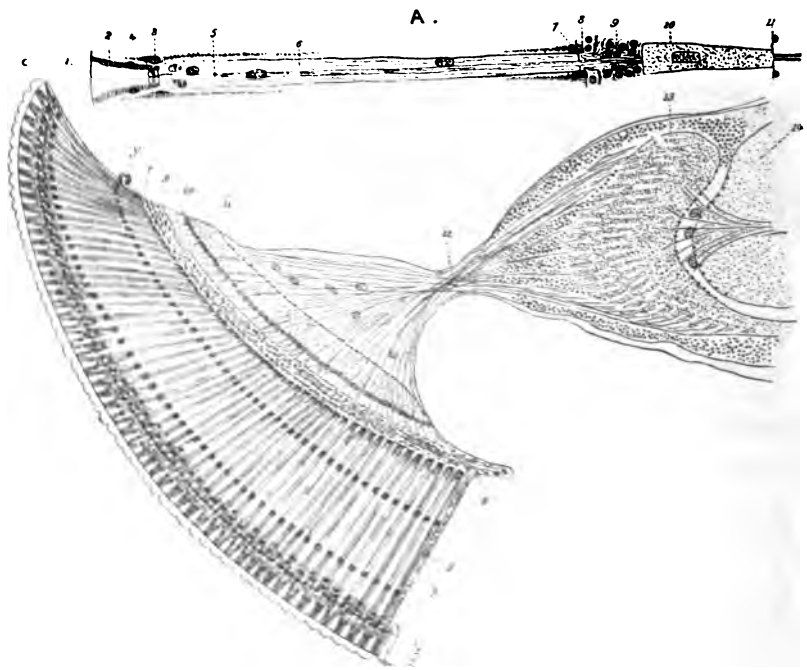


Fig. 112.

Auge und Augenganglion einer Fliege (Musca ?) auf einem Querschnitt des Kopfes; darüber ein Einzelauge stärker vergrössert. Die linsenförmigen Erhebungen der Cornea sind nicht regelmässig genug gezeichnet. c Cornea. 1 Pseudoconus. 2 Hauptpigmentzellen. 3 Nebenpigmentzellen. 4 Krystallzellen. 5 Rhabdom. 6 Retinula. 7 Pigmentzellen an der Basis der Retinulae. 8 Basalmembran mit ihren Mutterzellen. 9 äussere, 10 innere Palissaden-Schicht des Retinaganglion. 11 Grenzmembran derselben nach innen zu. 12 Kreuzung der Nervenfasern. 13 centrales Opticus-Ganglion. 14 Gehirnganglion. Länge der vordersten Einzelaugen ohne Cornea 0,04 mm, der hintersten 0,05 mm. Dicke der Palissadenschicht 0,052 mm, des ganzen peripheren Ganglion 0,07 mm.

diesem entfernt und der siebente ganz vereinzelt in dem hinteren Drittel der Retinula stehen, so dass auf einem gefärbten Querschnitt des Auges drei Kernschichten auffallen, deren zweite und dritte, je von einer Reihe von Kernen gebildet, concentrisch verlaufen.

Zwischen den äusseren Enden der Retinulae befinden sich Pigmentzellen, heller gefärbt als die des Pseudoconus; der Kern und gleichzeitig die dickste Stelle der Zellen liegt an der Grenze von Retinula und

Krystallzellen, und von hier aus entspringt nach innen und aussen je ein feiner Fortsatz. Diese Nebenpigmentzellen scheinen in der Vierzahl so um die Retinula angeordnet zu sein, dass jede Zelle zwei benachbarten Retinulae gemeinsam ist, ähnlich wie es bei *Tabanus* mit den dortigen 12 Pigmentzellen der Fall ist.

Auch an dem centralen Ende der Retinulae, unmittelbar über der Basalmembran, scheinen Pigmentzellen mit sehr kleinen Kernen vorhanden zu sein, deren zahlreiche Ausläufer den unteren Theil der Retinula mit einem feinen Pigmentnetze umspinnen. Zwischen der Vorderwand des Auges und der ersten Reihe der Ommatidien befindet sich eine dünne Lage schlanker, pigmentirter Hypodermiszellen, und ich glaube die zwischen den Einzelaugen vorkommenden Pigmentzellen als Fortsetzung jener betrachten zu dürfen. — Die innere Wand des Auges (Basalmembran) ist durch angelagerte Bindesubstanzzellen verstärkt und besteht so aus einer verhältnissmässig dicken, siebartig durchlöcherten Chitinplatte, in deren Mutterzellen sich zahlreiche Tracheen verzweigen; in der angrenzenden Ganglienschicht verlaufen sowohl dickere Stämme dieser Tracheen als auch grössere Blutgefässe.

Der Ganglienapparat zeigt bei *Musca* eine typische, aber, wie es scheint, nicht sehr häufige Bildung, indem das periphere Ganglion opticum dicht hinter dem Auge flächenhaft ausgebreitet ist.

Aus dem mittelsten Theile des Gehirns tritt ein langer und schmaler Strang von Nervenfasern durch ein zwischenliegendes Ganglion hindurch in das centrale Opticusganglion ein, wobei er nach allen Seiten in dasselbe ausstrahlt. Dieses erscheint als ein mit der Spitze nach aussen, mit der concaven Basis nach dem Gehirn zugewandter Kegel, dessen Kern aus mehreren concentrischen Lagen von Punktsubstanz — um Leydig's Ausdruck zu gebrauchen — zusammengesetzt ist, die durch eine grosse Menge schmaler körniger Streifen mit einander verbunden sind, während der Mantel von Ganglienzellen, beziehungsweise deren Kernen, gebildet wird. (Bei dem kleinen Maassstabe der Zeichnung konnte der feinere Bau dieses Ganglions nur angedeutet werden.) Durch die aus Ganglienzellkernen bestehende Spitze des Kegels treten die Nervenfasern geradlinig aus und kreuzen sich, da sie ihre Richtung beibehalten, dicht vor dem Kegel. Nach der Kreuzung breiten sie sich wieder über einen grösseren Raum aus und zugleich vereinigt sich immer eine kleine Anzahl von Nervenfasern zu einem Strange. Zwischen diesen Strängen liegen zahlreiche Kerne verschiedenster Gestalt und Grösse, wahrscheinlich mesenchymatischen Elementen (der Bindesubstanz) angehörig. — Das äussere Ganglion des Opticus ist aus einer ungefähr dreifachen Schicht kleiner Ganglienzellen und einer einfachen Lage

langer, palissadenförmiger Zellen aufgebaut, deren Zahl jener der Einzelaugen entspricht. Jede dieser Palissaden besitzt einen länglichen Kern an ihrem vorderen, etwas breiteren Ende, und wird der Länge nach von einem der oben erwähnten Nervenstränge durchsetzt. Bei einer *Musca vomitoria*, welche ich kurz vor dem Verlassen ihrer Puppe untersuchte und deren Auge schon ganz ausgebildet war, während die Ganglien noch etwas embryonalen Charakter zeigten, konnte ich feststellen, dass der Nervenstrang in jeder Palissadenzelle von einer chitinösen oder cuticularen Röhre, wahrscheinlich einem Producte der Zelle, umgeben wird, die in der Axe der Zelle liegt. Auch bei der ausgebildeten Fliege ist in jeder Zelle eine cylindrische Axe zu sehen, aber wegen der kleineren histologischen Elemente und aus Mangel an Querschnitten konnte ich hier nicht entscheiden, ob es der Nervenstrang oder eine Röhre sei. Auch kann ich nicht sicher angeben, ob der Nervenstrang unverändert die Palissadenzelle passirt oder in derselben eine Umwandlung erfährt, vermuthe aber das letztere. — Nach innen zu (centralwärts) ist die Palissadenschicht durch eine kernhaltige (chitinöse?) Membran abgegrenzt. Aus jeder Palissade tritt ein Strang von mehreren Nervenfasern aus, durch die Schicht der kleinen Ganglienzellen hindurch und setzt sich an das centrale Ende einer Retinula an. Auf den Längsschnitten konnte ich natürlich nicht mehr als 3—4 Fasern in einem Strange sehen, es scheint mir aber nach dem Verhalten bei anderen Arthropoden selbstverständlich, dass ihre Zahl derjenigen der Retinulazellen (sieben) entspricht und wahrscheinlich, dass schon die nach dem Chiasma gebildeten Stränge aus sieben Fasern bestehen.

In dem euconen Auge fällt zunächst ein aus zwei, vier oder fünf Theilstücken zusammengesetzter Krystallkegel auf, von dessen Bildungszellen, den Krystallzellen, bei dem Imago meist nur ganz geringe Reste und die Kerne erhalten sind, welche zwischen dem Krystallkegel und der Cornealinse als Semper'sche Kerne liegen. Ob zwei oder vier Krystallzellen vorhanden sind, hängt zum Theil mit der Lebensweise der Thiere zusammen. Diejenigen, welche sich als Imago nicht mehr häuten (die meisten Insecten), sowie diejenigen, welche sich nach der Entwicklung der Fächeraugen noch häuten, und deren Augen in der Hypodermis liegen (*Decapoden*, *Libellen*, *Corethra*), besitzen vier Krystallzellen; zwei Krystallzellen finden sich bei vielen Arthropoden, welche sich als ausgebildete Thiere noch häuten, deren Augen aber unter der Hypodermis liegen, z. B. den Amphipoden.

Ferner besitzen die Retinulae und Rhabdome der euconen Augen gewisse Eigenthümlichkeiten des Baues, welche den aconen und pseudoconen Arthropodenaugen fehlen, obschon Bindeglieder zwischen

jenen und diesen vorhanden sind. So zerfällt die Retinula meist in mehrere Abschnitte, welche durch die Gestalt des Rhabdoms und die Lage der Kerne bedingt sind, und das Rhabdom ist ein einheitlicher, aus der Verschmelzung der Rhabdomere entstandener Stab von mannigfaltigster Form. Doch sind bei *Corethra* die Rhabdomere nicht vereinigt und wie bei aconen Augen um ein Achsenstäbchen gestellt, während bei dem Maikäfer (*Melolontha vulgaris*) von einem Stab eigentlich kaum gesprochen werden kann, sondern eher von Stäbchensäumen der Retinulazellen.

Um die Gestalt einiger anderer Rhabdome zu zeigen, füge ich die Abbildungen von Querschnitten durch dieselben bei. — Die Zahl der

1 2 3 4 5 6

Fig. 113.

Querschnitte durch Retinula und Rhabdom von 1 und 2 *Cicada grossa*, 3 *Melolontha vulgaris*, 4 und 5 *Carabus auratus*, 6 *Dytiscus* (Grenacher). Durchmesser der Retinula von *Cicada* 0,025 mm, *Melolontha* 0,017 mm, *Carabus* 0,013 mm, *Dytiscus* 0,017 : 0,022 mm.

eine Retinula zusammensetzenden Zellen kann vier, fünf, sieben und acht betragen, und es finden sich Andeutungen von Uebergängen von einer grösseren Anzahl zu einer kleineren, die namentlich an dem Rhabdome bemerkbar sind.

Die Form der Retinula ist in manchen Fällen eine gleichmässige, ganz wie bei den aconen und pseudoconen Augen (Hymenopteren, Orthopteren, Crustaceen), in anderen (Lepidopteren und Coleopteren) treten die erwähnten Abschnitte deutlich hervor. Die Kerne der Retinulazellen liegen bald vor, bald hinter dem Rhabdom oder auch neben demselben. Schliesslich finden sich Augen, welche nach der Gestalt des Rhabdoms zu den euconen, nach dem Bau des Krystallkegels aber zu den pseudoconen gerechnet werden müssten (*Necrophorus*), und andere (*Palaemon*), deren Krystallkegel in mehrere hinter einander gelegene Segmente zerfallen. All diesen Einzelheiten glaube ich am besten gerecht zu werden, indem ich einzelne Augenformen, welche charakteristische Eigenthümlichkeiten besitzen, genau beschreibe und dabei in anderen vorkommende, abweichende Verhältnisse berücksichtige, jedoch ohne dass ich dadurch die ausführlicher behandelten Augen als Typen im Gegensatz zu den kürzer erwähnten bezeichnen will.

Bei den Hymenopteren (*Bienen* und *Wespen*) nimmt die Retinula von aussen nach innen allmählich an Dicke ab und erhält so die Ge-

stalt eines langen Kegels, der aus acht Zellen besteht, in deren Achse das schlanke Rhabdom liegt. (Ebenso ist die Retinula der Cicaden zusammengesetzt, deren Rhabdom eine hohle Röhre bildet.) Der Krystallkegel ist weich, seine Spitze wird von zwei grossen Hauptpigmentzellen umfasst, während der äussere Theil von einer grösseren Anzahl schlanker, spindelförmiger Nebenpigmentzellen umgeben ist. Die Spitze des Kegels ist von der des Rhabdoms durch einen kurzen Zwischenraum getrennt.

Von den Ganglien, aus welchen die Nervenfasern entspringen, ist bei *Apis mellifica* das centrale ähnlich gebaut wie bei *Musca*, während das periphere nahezu kugelförmige Gestalt besitzt und die palissadenförmige Anordnung nicht vorhanden zu sein scheint; das periphere Ganglion von *Polistes gallica* dagegen ist in dem Auge concentrisch ausgebreitet.

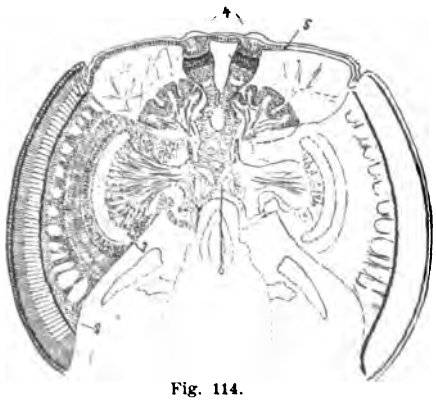


Fig. 114.
Frontalschnitt durch Augen und Gehirn einer fast reifen Puppe von *Polistes gallica*. 1 Seitenaugen. 2, 3 Ganglion opticum. 4 Stirnaugen (Ocellen), 5 Hypodermis. 6 centraler Theil des Gehirns. Querdurchmesser des Kopfes 3,2 mm.

Die äusserlich gleichgestaltete Retinula der Orthopteren (*Gryllotalpa* und *Periplaneta orientalis*) besteht nur aus vier Zellen und das Rhabdom berührt nicht nur den sehr weichen Krystallkegel, sondern umfasst noch mit seinen auseinanderweichenden Enden bei *Gryllotalpa* nur eben die Spitze, bei *Periplaneta* das ganze innere Drittheil des Kegels.

Erwähnenswerth scheint mir auch das Auge der Libellenlarven zu sein, als ein eucones Auge, welches sich dadurch den genannten Orthopteren anschliesst, dass die Retinula von vier Zellen gebildet wird, das aber keinen festen, sondern einen flüssigen Krystallkegel enthält. An dem grossen Auge der Libellenlarven ebenso wie der fertigen Thiere zeigt schon die äusserliche Betrachtung, dass das Auge oft nur sehr wenig, und bei der Larve auch sehr unregelmässig pigmentirt ist, indem farbige Streifen mit pigmentlosen Stellen wechseln. Dies rührt daher, dass die den Krystallkegel umgebenden Zellen meist kein, oder nur Spuren von Pigment besitzen; einzig die Spitze des Kegels ist von dunklem und dichtem Pigmente umgeben.

An dem Kegel selbst, welcher nur an dem äussersten Ende in Folge des gegenseitigen Druckes von sechseckigem, sonst kreisrundem Querschnitt ist, sind drei Abtheilungen zu unterscheiden. Die äusserste, (Fig. 116, K_1) stösst mit ihrer schwach concaven Oberfläche an die ebene

Innenseite der Cornea, wo sich der Rand der Kegelbasis mit einem regelmässig sechsseitigen Umriss anheftet, während die centralen Theile derselben nicht in so enger Berührung mit der Cornea stehen. Darunter folgt die einzige Stelle des Kegels, welche etwas fester ist; in diesem convex-concaven Abschnitte liegen die vier grossen, hellen Kerne der Krystallzellen (n) und an der Aussenseite desselben einander gegenüber zwei sich stark färbende Kerne (n'). Der dritte, grösste Theil des Kegels ist durchsichtig und besteht nur aus den sehr feinen Membranen der Krystallzellen; selbst in dem Präparate durch keinen Niederschlag getrübt, lässt er auf dem Querschnitt nichts als ein feines Kreuz erkennen, den Grenzen der vier Zellen entsprechend und enthielt also im Leben wohl nur wässerige Flüssigkeit. Dem centralen Ende des Kegels liegen vor seinem Uebergang in die feine Spitze zwei grosse, blasse, scheibenförmige Kerne (n'') aussen an.

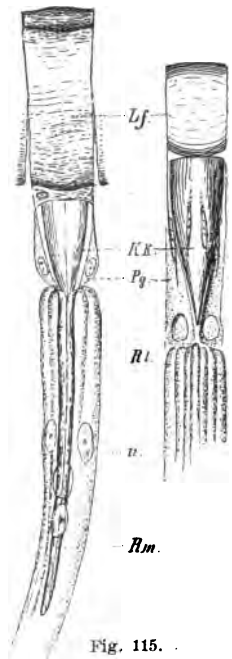


Fig. 115.
Aeussere Enden zweier Einzelaugen von *Gryllotalpa* (links) und *Apis mellifica* (rechts) (Grenacher). Lf Linsenfacette. Kk Krystallkegel. Pg Haugtpigmentzellen. Rl Retinula. n Retinula-Kerne. Rm Rhabdom. Länge des Krystallkegels von *Apis* 0,06 mm, Dicke der Retinula (vorne) 0,015 mm, des Rhabdoms 0,003 mm.

Es ist also ähnlich wie bei *Necrophorus* die Form des Krystallkegels vollkommen scharf gegeben und die Kerne der Krystallzellen befinden sich am äusseren Ende des Kegels — das Auge ist somit zu den euconen zu zählen, wenngleich der Kegel selbst aus Flüssigkeit besteht. Zugleich ist das Auge dieser Libellenlarve durch das bei Insecten wohl ungewöhnliche Grössenverhältniss zwischen Krystallkegel und Retinula bemerkenswerth.

Die Spitze des Kegels ist, wie erwähnt, von einem dicken Wulste schwarzer Pigmentzellen (p) umgeben. In dem äusseren pigmentirten Drittheil der Retinula liegen die grossen, ovalen Kerne der Retinulazellen; die etwas kleineren Kerne an dem centralen Ende der Retinula gehören zu den dicht anliegenden Pigmentzellen (p^1). — Das Rhabdom, von kreuzförmigem Querschnitte, erstreckt sich durch die ganze Retinula. Zwischen den Krystallkegeln findet man eine Reihe von Zellen mit kleinen, runden Kernen, welche vielleicht zur Verbindung und Stütze der langen Kegel dienen.

Das Auge endigt an dem oberen Rande nicht wie an dem unteren abgerundet, sondern abgeschrägt, indem hier die Hypodermiszellen ganz allmählich in die Sehzellen und Einzelaugen übergehen.

Die dem Gehirn zugewandte Seite der inneren Augenwand ist stark pigmentirt und die Färbung dehnt sich auch auf die darunter vorhandenen Nervenfasern aus.

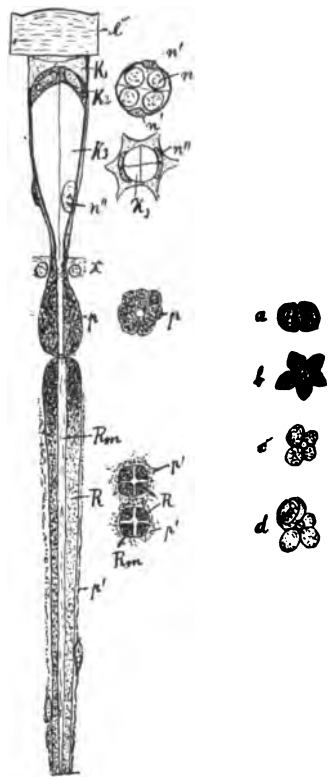


Fig. 116. Fig. 116 A.

Einzelauge einer grossen *Libellenlarve* im Längsschnitt; rechts Querschnitte desselben in entsprechender Höhe. C Corneafacette. K1, K2, K3 drei Abtheilungen des Krystallkegels. n Kerne der Krystallzellen. n' Kerne der Hülle. n'' scheibenförmige Kerne. p, p' Pigmentzellen. R Retinulazellen. Rm Rhabdom. x Stützzellen? Verbindungszellen der Kegel. Länge der Retinula 0,135 mm, des Kegels 0,09 mm, Länge des Pigmentmantels der Kegelspitze 0,024 mm, Dicke desselben 0,012 mm.

Fig. 116 A. Vier Querschnitte durch das Ommateum einer ausgebildeten *Libelle*, wahrscheinlich *Calopteryx*. a Querschnitt der Hauptpigmentzellen und der Krystallkegelspitze. b Querschnitt des obersten Endes, c, d der Mitte der Retinula. In einer der vier Zellen bei d liegt der grosse Kern.

Das centrale Ganglion opticum der Libellenlarve ist nicht kegelförmig, sondern convex-concav gewölbt, der Raum zwischen diesem und dem peripheren Ganglion ganz von Zellen erfüllt. Letzteres ist wie bei *Musca* durch eine feine, kernhaltige Membran gegen das centrale Ganglion abgegrenzt und zeigt die gleiche flächenhafte Ausbreitung der beiden Schichten, während die Palissadenschicht hier nicht so deutlich erscheint wie dort. Die untersuchten Thiere waren gross, die Köpfe über 3 mm breit, die Species wurde leider nicht rechtzeitig bestimmt.

So ähnlich das Auge des Imago demjenigen der Larve zu sein scheint, so steht letzteres doch auf einer niedrigeren Stufe und alle Theile sind bei dem fertigen Thiere im Einzelnen viel feiner ausgebildet. Die von mir untersuchten Larven gehörten einer anderen Species an als das Imago, so dass nicht alle Theile sich decken; doch stehen beide auch nicht so weit von einander entfernt, dass sich nicht im Allgemeinen die weitere Entwicklung der verschiedenen Bestandtheile daran verfolgen liesse.

Betrachten wir zunächst Cornea und Krystallkegel, so haben beide ein anderes Aussehen gewonnen. Die Cornea ist bei der Libelle biconvex und der Kegel zeigt keine verschiedenen Abtheilungen, sondern ist in seiner ganzen Ausdehnung gleichartig. Dies kommt daher, dass aus den Resten von Zellkörper in dem Larvenkegel der innere con-

vexe Theil der Cornealinse gebildet wurde. Der Kegel selbst enthält nicht mehr Flüssigkeit, sondern eine feinkörnig gerinnende, weiche Substanz, in welcher die grossen, scheibenförmigen Kerne dicht unter der Cornea liegen. Damit ist das Libellenauge als ein eucones bestätigt.

Die Zwischenräume zwischen den langen Spitzen der Kegel sind durch eine grössere Anzahl dichtgedrängter, kleiner Zellen mit kugeligen Kernen ausgefüllt (auf der Zeichnung nur angedeutet), welche wohl auf die als Stützzellen angesprochenen Zellen der Larve zu beziehen sind.

Die beiden grossen, bräunlichen Hauptpigmentzellen sind nach aussen zugespitzt, an dem inneren Ende abgerundet und umfassen die Spitze des Krystallkegels. Ihre grossen Kerne sind deutlich sichtbar und liegen in dem breitesten Theil der Zellen.

Die Retinulae sind schlank und vielkantig, an ihrem peripheren Ende schwarz pigmentirt. Die Zahl der Zellen scheint auch hier vier zu sein, wenigstens nach den Querschnitten aus den mittleren Theilen der Retinula zu schliessen; damit lässt sich allerdings kaum vereinigen, dass die Querschnitte des obersten Endes immer deutlich fünf um das Rhabdom gruppirte Zellen zeigen (Fig. 116 A.). Es müsste denn die eine der fünf Zellen gegen das centrale Ende hin von den anderen verdrängt werden oder verkümmern. (Einen ähnlichen Fall bietet das Auge von *Gammarus*, von dessen fünf Retinulazellen nur vier bis zu dem äusseren Ende der Retinula gelangen, die fünfte vorher ausgeschaltet wird. Doch möchte ich bei der Schwierigkeit, mit welcher die Untersuchung des Libellenauges verknüpft ist, die Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers hierbei nicht ausschliessen.) In der äusseren Hälfte der Retinula liegen die sehr grossen, ovalen Kerne, jeder mit einem oder mehreren grossen, sich sehr stark färbenden Kernkörperchen. Einer liegt am Anfange der Retinula, die anderen gegen die Mitte zu, nahe beisammen. Die sonst sehr schlanken Retinulazellen sind an den Stellen, an welchen die Kerne liegen, durch dieselben aufgetrieben und ausgebaucht, so dass Querschnitte durch diese Gegend, welche einen oder zwei Kerne treffen, sehr unregelmässige Formen zeigen. (Fig. 116 A.)

An den inneren Enden der Retinulae sind interstitielle Zellen dicht angelagert, deren rundliche, scheibenförmige Kerne bedeutend kleiner als die der Retinulazellen sind. Durch die Basalmembran treten zugleich mit den Nervenfasern dünne schwarze Pigmentfäden, welche sich an den Retinulae bis gegen die Mitte derselben hin emporranken.

Ebenfalls an die Retinulae angeschmiegt oder zwischen ihnen verlaufend finden sich in grosser Zahl feinste Verzweigungen der Tracheen, denen ganz kleine, kugelige, sich intensiv färbende Kerne angehören.

Die Libellenaugen ragen bekanntlich halbkugelig über die Seite des Kopfes hervor und erreichen bei verschiedenen Species eine solche

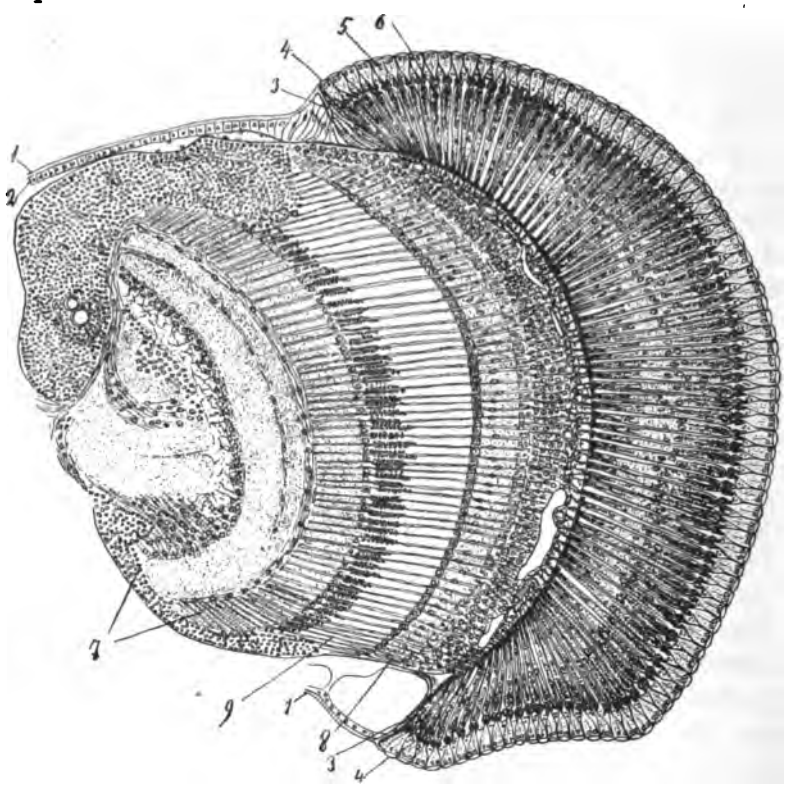


Fig. 117.

Horizontaler Schnitt durch das Auge einer frisch ausgeschlüpften Libelle (*Calopteryx*). 1 Cuticula. 2 Epithel. 3 Ringleiste. 4 Cornealinse. 5 Krystallkegel. 6 Retinula. 7 centrales, 8 peripheres Ganglion opticum. 9 Nervenfaserstränge. Durchmesser des Auges 1,3 mm, Länge eines Ommatidiums in der Mitte des Auges 0,37 mm, am Rande 0,2 mm. Länge des Kegels 0,083 mm, der Retinula 0,283 mm (in der Mitte des Auges). Dicke der Palissadenschicht mit den Belegzellen 0,1 mm, Abstand derselben von den Belegzellen des centralen Ganglion 0,3 mm, Dicke der ganzen Ganglienmasse 1 mm[1]).

Ausdehnung, dass sie die ganze Oberfläche des Kopfes bis zur Mitte einnehmen; bei anderen — und das hier beschriebene Auge gehört einer solchen an — beschränken sie sich auf die Seite. Während sie in der Richtung von oben nach unten ziemlich gleichmässig gewölbt sind, ist der nach hinten gerichtete Theil mehr gerade abgeflacht.

Die sonst niedrigen Epithelzellen sind am Rande des Auges langgestreckt und bilden innerhalb der Augenkapsel rings um das Auge einen schmalen Kranz fadenförmiger Pigmentzellen.

[1]) Die Fasern zwischen den Nervenfasersträngen (pag. 152) wurden in der Zeichnung nicht angegeben.

Die Basalmembran ist zu der Cornea nicht ganz concentrisch gewölbt und die Ommatidien nehmen deshalb von der Mitte nach der Peripherie hin gleichmässig an Länge ab.

Eigenartig und gleichzeitig sehr schön entwickelt ist das zu dem Auge gehörige Gangliensystem und als Vertreter eines besonderen Typus näherer Betrachtung werth. Wie bei *Musca* finden wir ein centrales und ein peripheres Ganglion opticum, aber beide liegen concentrisch zu einander und zu der Basalmembran, das letztere eine convex-concave Schale über dem ersteren bildend. Ein Umstand von besonderer Wichtigkeit, in welchem sich das Libellenauge von dem der meisten Arthropoden unterscheidet, ist der, dass die Nervenfasern von dem centralen zu dem peripheren Ganglion in gerader Richtung, o h n e Chiasma, ziehen.

Der feinere Bau dieser Ganglien erscheint noch zusammengesetzter als bei der Fliege. An dem peripheren Ganglion ist zu äusserst eine fünf bis sechs Zellen mächtige Schicht zu unterscheiden, in welcher keine regelmässige Anordnung der dichtgedrängten, kleinen Zellen mit kugeligen Kernen zu erkennen ist. Darauf folgt die Palissadenschicht, ähnlich wie bei *Musca*, aber auf der Aussenseite mit einer doppelten Lage kleiner Zellen mit kleinen Kernen bedeckt (Belegzellen), welche gegen die erste Schicht, sowie gegen die Palissaden deutlich abgesetzt sind. An der Innenseite der Palissadenschicht ist eine einfache Lage von Zellen vorhanden, deren Kerne kleiner als die der ersten Schicht, aber grösser als die der Belegzellen sind und wenig Chromatin enthalten. Man könnte diese Zellen als innere Belegzellen bezeichnen; an ihrer freien Seite ist eine dünne Cuticula entwickelt, durch welche das periphere Ganglion gegen das centrale abgegrenzt wird.

Das centrale Ganglion ist zunächst von seiner »Rinde« umgeben, den sehr kleinen und sich intensiv färbenden, kugeligen Kernen. (Die Kernmassen zu beiden Seiten des Ganglion gehören mit zu der Rinde und sind nur zufällig in der Zeichnung heller ausgefallen als die gegen das periphere Ganglion zu gelegenen.) Unter der Rindenschicht folgt eine Lage von Zellen mit grösseren, hellen Kernen (Belegzellen des centralen G. opticum) und dann die Fasermasse (Punktsubstanz) des Ganglion, welche durch zwei dünne, concentrische Faserschichten mit länglichen und kugeligen Kernen in drei Abschnitte zerlegt wird. Der äusserste und dickste derselben zeigt am deutlichsten die von den durchziehenden Sehnervenfasern verursachte regelmässige Streifung (cf. *Musca*). Von dem centralen Ganglion opticum wird ein kleines Ganglion zum Theil umschlossen, aus welchem zahlreiche feine Nervenfasern in das erstere einstrahlen.

Die Nervenfaserstränge, welche aus der äusseren Schicht des centralen Opticusganglion kommen, durchsetzen die zwei vor demselben

liegenden Kernschichten und ziehen dann, einander parallel bleibend, frei zu dem peripheren Ganglion, dessen verschiedene Schichten sie durchbrechen. Nach dem Austritt aus den äusseren Belegzellen, in der ersten Schicht, scheinen sie feiner zu sein als vorher. Ueber der ersten Schicht bilden zahlreiche Blutgefässe und Tracheen eine Art von Grenze, ausserhalb deren alle Fasern schwarz pigmentirt sind und so durch die Basalmembran in das Auge eintreten.

Zwischen den Nervenfasersträngen sieht man auf den Präparaten Reihen quergeschnittener Fasern, deren weiterer Zusammenhang und Bedeutung noch nicht sicher festgestellt ist.

Während die Tagfalter wegen der Kleinheit ihrer Krystallkegel und anderer Verhältnisse einen schwierigen Gegenstand für die Untersuchung abgeben, bieten die Nachtschmetterlinge für dieselbe ein weit günstigeres Feld. Da sie zugleich geeignete Vertreter der oben erwähnten Form der Retinula mit verschiedenen Abschnitten sind, werde ich an eine allgemeine Darstellung derselben anknüpfen, was mir aus anderen Ordnungen noch besonders erwähnenswerth erscheint.

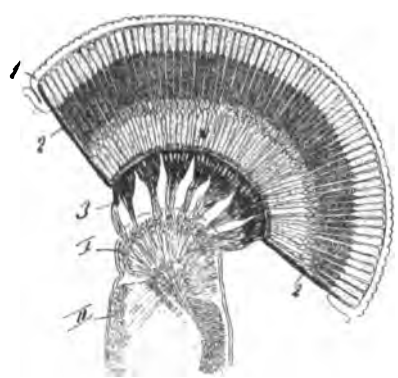


Fig. 118
Medianer senkrechter Schnitt durch das Auge von *Bombyx sp.* 1 Cornea. 2 Einzelaugen. 3 Nervenstränge. I peripheres, II centrales Ganglion opticum. Länge eines Einzelauges (ohne Corneallinse) 0,468 mm. Dicke der Linse 0,017 mm. Durchmesser des Kegels 0,017 mm.

Während die Rhabdome der Orthopteren, Hymenopteren, Neuropteren und Tagschmetterlinge, der Dipteren und vieler Crustaceen auf die ganze Länge gleich dick sind oder von vorne nach hinten gleichmässig abnehmen, besitzen die Nachtschmetterlinge, sowie die lichtscheuen Käfer und (später zu behandelnden) Krebse spindelförmige Rhabdome in dem inneren Ende der Retinula. Die spindelförmigen Rhabdome enthalten bei den lichtscheuen und nächtlichen Thieren eine rothe Farbe, welche nach dem Tode verschwindet, während die geraden Rhabdome farblos sind; immer aber besitzen diese Gebilde eine Querstreifung, welche, namentlich bei Crustaceen deutlich, auf eine Zusammensetzung derselben aus lichtbrechenden Platten und einer diese verbindenden Zwischensubstanz hindeutet. — Die Krystallkegel der Nachtfalter sind cylindrisch, nach innen (hinten) kegelförmig abgestutzt und von einer ziemlich dicken Hülle umgeben, in welche aussen zwischen Kegel und Cornea die vier Kerne eingeschlossen sind, während sie nach

innen unmittelbar in die Retinula überzugehen scheint. Letztere ist zwischen dem Rhabdom und dem Kegel in einen gleichmässig dünnen, fadenförmigen Theil ausgezogen, welcher nur an einer Stelle eine Verdickung zeigt, in der die Kerne der Retinulazellen entweder dicht bei einander oder etwas mehr zerstreut und vereinzelt enthalten sind. Das innere, verdickte Ende der Retinula ist cylindrisch oder gerippt und die sieben Kanten, welche entweder das Rhabdom oder die Retinula besitzen, weisen auf die Zusammensetzung der letzteren aus sieben Zellen hin, womit die Zahl der Kerne in der Anschwellung stimmt. — Die Kegelhülle ist von den sehr flachen Hauptpigmentzellen umgeben, deren Kerne etwas über der Kegelspitze liegen, die sehr stark entwickelten Nebenpigmentzellen bilden lange, an beiden Enden zugespitzte Cylinder, die zu sechsen so um eine Retinula stehen, dass sie gleichzeitig mit der anderen Seite einer zweiten Retinula angehören (Pg). Ihre Kerne befinden sich ungefähr in der Höhe der Grenze von Retinula und Kegel. Eine dritte Reihe von Pigmentzellen mit grossem, ovalen Kern kommt an der Basis einer jeden Retinula dicht über der Basalmembran vor, jede einzelne reicht aber nur eine kurze Strecke auf der Retinula nach vorne (P). Bei den Nachtschmetterlingen sind diese Zellen sehr wenig pigmentirt, so dass man den Kern deutlich sehen kann, während bei *Phryganea* die an gleicher Stelle anzutreffende Zelle tiefschwarz ist. — Die Retinula selbst ist nicht pigmentirt und die Nebenpigmentzellen erstrecken sich nur von der Cornea bis zu dem Beginn des Rhabdoms, so dass der dasselbe enthaltende Abschnitt der Retinula, bis auf die kleine Pigmentzelle an der Basis, nicht direct von Pigment umhüllt ist.

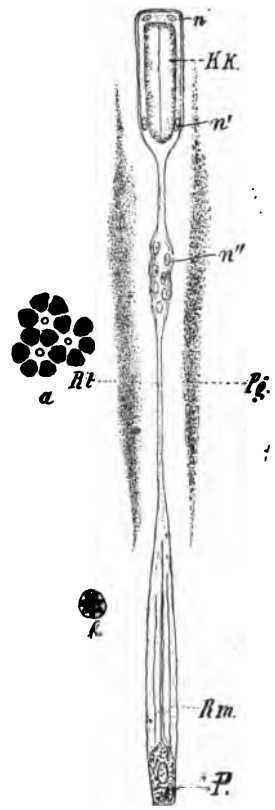


Fig. 119.
Einzelauge von *Liparis salicis* (nach Grenacher mit geringen Aenderungen). KK Krystallkegel. n Kerne der Krystallzellen, n' der Hauptpigmentzellen, n'' der Retinulazellen. P, Pg Pigmentzellen. Rl Retinula. Rm Rhabdom.
a, b Querschnitte durch die Retinula an den entsprechenden Stellen.
Länge des Kegels 0,05 mm, der Retinula 0,4 mm, der Rhabdomanschwellung 0,13 mm.

Bei den *Phryganiden* ist die Retinula ziemlich gleichmässig dick, das rundlich prismatische Rhabdom, welches den unteren Abschnitt der Retinula ganz ausfüllt, verjüngt sich vorn ziemlich plötzlich zu

einem dünnen Faden, der aus der Retinula heraustritt und gegen den langen und sehr spitzen Krystallkegel hinzieht. Die hier fadenförmigen Neben-Pigmentzellen sind massenhaft um die Spitze des Kegels und den verdünnten Theil des Rhabdomes angehäuft, sonst ist die Retinula mit Ausnahme des vorderen und hinteren Endes auch hier pigmentfrei.

In Beziehung auf die Vertheilung des Pigmentes schliesst sich hier das Auge des Maikäfers, *Melolontha vulgaris*, an, dessen Retinula ebenfalls durch einen fadenförmigen Abschnitt mit dem Kegel verbunden ist. Um den Ursprung des Fadens herum liegen die kleinen Hauptpigmentzellen, die ganze Strecke von der Cornea bis zu dem Anfange der Retinula ist von den sehr zahlreichen Nebenpigmentzellen umhüllt. Die Retinula ist auch zwischen der Verdickung, aus welcher der Faden austritt und in welcher die sieben Kerne enthalten sind, und der Rhabdomanschwellung fadenförmig ausgezogen.

In dem Auge von *Dytiscus* lässt sich das Rhabdom mit Sicherheit wenigstens bis in das vorderste, verdickte Ende der Retinula verfolgen, wobei es aus dem vierkantig geflügelten, unteren Theile (siehe die frühere Abbildung) in einen dünnen, runden Stab übergeht; bei den übrigen Insectenrhabdomen mit spindelförmiger Anschwellung entzieht sich der verjüngte Theil durch den geringen Durchmesser und die verminderte Lichtbrechung der Beobachtung.

Auch bei den Käfern bilden die Nervenfasern zwischen dem centralen und dem kugeligen peripheren Ganglion opticum, welches dem ersteren dicht anliegt und mit ihm von einer Gehirnkapsel umschlossen wird, ein Chiasma (*Coccinella*; ähnlich *Carabus* [Dietl]).

Crustaceen.

Die Augen der Crustaceen sind nach verschiedenen Richtungen hin eigenartig entwickelt, so dass es unmöglich ist, ein allgemein gültiges Schema derselben zu geben. Doch lassen sich ebenfalls Gruppen zusammenstellen, in welchen die Augen nach dem gleichen Typus ausgebildet sind, wie die der Cladoceren mit 5 Kegelsegmenten, der Decapoden mit 7 Retinulazellen und 4 Kegelsegmenten, der Branchiopoden mit 5 Zellen und 4 Kegeltheilen, der Isopoden mit 7, der Amphipoden mit 5 Zellen und die der Schizopoden — letztere drei Abtheilungen mit je 2 Kegelsegmenten, während von den Copepoden die mit stechenden Mundtheilen (theilweise parasitisch) zwar eigenthümliche, aber doch auf die übrigen Arthropodenaugen beziehbare Augen, die mit kauenden Mundtheilen (freilebend) ganz abweichend gebaute Sehorgane besitzen.

Bei den Isopoden könnte man im Zweifel sein, ob man es mit gehäuften einfachen oder mit zusammengesetzten Augen zu thun hat, wenn nicht die geringe Anzahl der Zellen eines Einzelauges und der ganze Bau desselben für letztere Ansicht spräche[1]).

Die zu beiden Seiten des Kopfes sitzenden Augen enthalten nur sehr wenige Einzelaugen — je vier bei *Asellus aquaticus*, ungefähr zwanzig bei *Porcellio scaber* — welche soweit aus einander liegen, dass die hier biconvexen Cornealinsen sich wie bei *Scutigera* nicht gegenseitig zu vier- oder sechsseitigen Facetten abplatten. Meist sind sie in vier Reihen angeordnet, einen rundlich viereckigen Haufen bildend.

Die urnenförmige Retinula besteht aus sieben grossen Zellen (*Porcellio*), welche mit ihren Vorderenden den von zwei, vorne und hinten etwas abgeplatteten Halbkugeln gebildeten Krystallkegel umfassen; über letzterem finden wir zunächst in der dünnen Hülle des Kegels die Semper'schen Kerne, und dann nach aussen je zwei halbkreisförmige Hypodermiszellen. Das Rhabdom setzt sich aus sieben kurzen, breiten und dünnen Rhabdomeren zusammen, welche aussen an den Kegel anstossen, nach innen zu gerade abgeschnitten endigen; sein Querschnitt ist ein siebenstrahliger Stern. Die Retinula ist pigmentirt und ausserdem stehen zwischen den Einzelaugen zahlreiche gefärbte Hypodermiszellen.

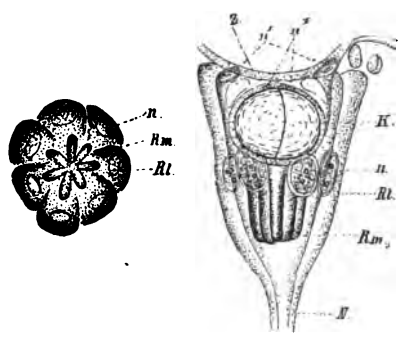


Fig. 120.
Einzelauge von *Porcellio scaber*; rechts seitliche Ansicht, links optischer Querschnitt der Retinula (Grenacher). K kugeliger Krystallkegel. n Kerne der Retinulazellen. n^{I} Hypodermiskerne. n^{II} Kerne der Krystallzellen. N Nervus opticus. Rl Retinulazelle. Rm Rhabdom. Querdurchmesser des Krystallkegels 0,05 mm. Länge des Rhabdoms 0,03 mm. Die Linse ist in der Zeichnung nicht angegeben.

'Bei *Asellus* zerfällt der Kegel eines der vier Augen in drei Segmente[2]) und die Augen werden durch einen langen, sich theilenden Nerven versorgt, welcher dem kleinen, kugeligen, dorsal gelegenen peripheren Ganglion opticum entspringt; ob die aus dem ungefähr doppelt

[1]) Ich folge hier Grenacher, obwohl auch die Art der Innervirung einen Grund abgeben könnte, die Asselaugen mit denen der Myriapoden und des *Limulus* als gehäufte Einzelaugen zusammenzustellen.

[2]) G. O. Sars, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867. — Ich hatte Gelegenheit, diese Beobachtung von Sars bei *Asellus aquaticus* zu bestätigen

so grossen, centralen Ganglion tretenden Fasern ein Chiasma bilden, konnte ich auf meinen Schnitten nicht erkennen.

Einen eigenthümlichen Typus stellt das Auge der Amphipoden dadurch dar, dass die unteren, nicht mit einander verschmolzenen Enden der Retinulazellen als eine gegen den oberen Theil deutlich abgegrenzte Schicht innerhalb der Augenkapsel erscheinen, in welcher die Retinulakerne liegen. Am klarsten sind die Verhältnisse bei *Gammarus*, welcher ein vorzügliches Object zur Untersuchung bietet. Die Augen,

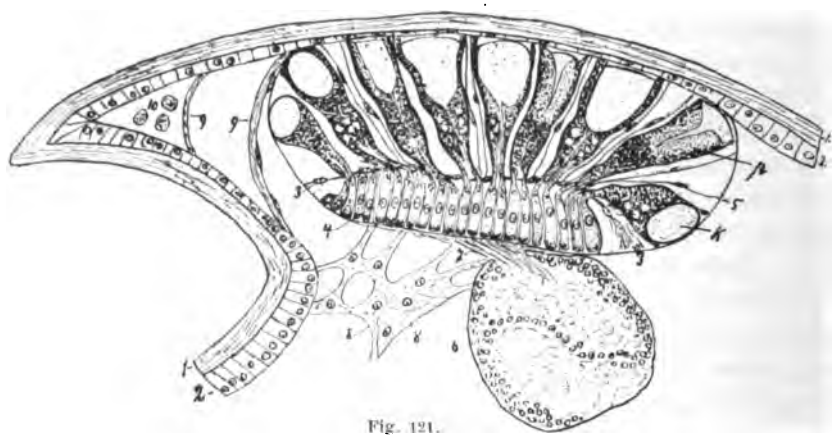


Fig. 121.

Senkrechter Querschnitt durch das Auge von *Gammarus pulex*. 1 Cuticula. 2 Hypodermis. 3 Grenzmembran. 4 Sockel (innere Enden) der Retinulae. 5 Augenkapsel. 6 peripheres Ganglion opticum. 7 Nervenfasern. 8 Netz von Bindesubstanzzellen. 9 Scheidewände (Stützen). 10 Blutkörperchen. K Krystallkegel. p Pigmentzellen. Breite des Auges 0,36 mm, Länge 0,48 mm, Dicke des Auges 0,143 mm. Länge der Kegel 0,03 — 0,05 mm, des Rhabdoms 0,035 mm, des Sockels 0,035 bis 0,04 mm. Durchmesser des Rhabdoms am äusseren Ende 0,01 mm.

beiderseits am Vorderende des Kopfes schräg von oben nach unten gestellt, haben die Gestalt eines abgeplatteten Ellipsoides, und werden rings von einer Kapsel umgeben, welche nur an den Eintrittstellen der Nervenfasern unterbrochen ist. Sie enthalten nur eine geringe Anzahl relativ sehr grosser Einzelaugen, denn es stehen deren z. B. dreizehn in dem grösseren und neun in dem kleineren Durchmesser des Auges, wobei sie von der Mitte nach dem Rande hin an Grösse abnehmen.

Zunächst fallen die grossen, lang-eiförmigen, aus zwei Längshälften bestehenden Krystallkegel mit den dichtanliegenden Kernen auf, umgeben von vier blattförmigen, flachen, stark pigmentirten Zellen, welche an der Kegelspitze am schmalsten und dicksten nach der Basis zu sich verbreitern und verflachen. Zuweilen macht es den Eindruck, als ob fünf Zellen vorhanden seien, von denen eine sehr verkümmert ist; die Zellen berühren sich gegenseitig nicht, so dass ein schmaler, pigmentfreier Streifen die Grenze zwischen den benachbarten bezeichnet. Es

gelang mir zunächst nicht, Gewissheit über die Lage ihrer Kerne zu erhalten, sicher ist nur, dass sie nicht in dem inneren (unteren) Ende der Zellen liegen; dagegen glaubte ich scheibenförmige Kerne, welche an manchen entpigmentirten Präparaten dem Krystallkegel seitlich anlagen, den Pigmentzellen zuzählen zu dürfen. Im Allgemeinen aber gewann ich durch entfärbte und unveränderte Präparate die Ueberzeugung, dass die vier bis fünf blattförmigen Zellen nur die pigmentirten und abgeplatteten Vorderenden der Retinulazellen seien, welche den Krystallkegel umfassend bis zu der Cornea reichen. — Die Retinula erscheint als unmittelbare Fortsetzung der Pigmentzellen und ist am vorderen Ende gleich diesen schwarz pigmentirt. Aus fünf Zellen bestehend zerfällt sie in zwei Abschnitte, deren vorderer ungefähr zwei Drittel der Länge der Retinula umfasst und das Rhabdom enthält, während in dem hinteren Drittel die Kerne der Retinulazellen liegen. Am Anfange des vorderen Abschnittes sind die Zellen dick, ausgebaucht und dicht an einander gelagert, nach hinten zu verschmälern sie sich, treten flügelförmig aus einander, so dass sie sich nur noch unmittelbar an der Achse berühren und sind wenig pigmentirt. Das Rhabdom, aus fünf rinnenförmigen Rhabdomeren verschmolzen, stellt einen stark gerippten Stab dar, der an seinem äusseren Ende kelchförmig zur Aufnahme der Spitze des Kegels erweitert ist, nach innen zu sich gleichmässig schnell verjüngt und in eine feine Spitze ausläuft. Von den fünf Rhabdomeren, welche in der unteren Hälfte des Rhabdoms gleich stark entwickelt sind, bleibt nach oben zu gewöhnlich eines im Wachsthum zurück und verkümmert, so dass das äussere Ende des Rhabdoms nur aus vier, ein regelmässiges Kreuz bildenden Rhabdomeren besteht (Fig. 122, A, B u. F), wie auch Grenacher aus dem Abdruck des Kelches auf der Spitze des Kegels schloss. Die Anschwellung der Retinulazellen wird nicht, wie in anderen Fällen, durch die Kerne hervorgebracht, sondern wahrscheinlich durch pigmentfreie Kugeln von Zellsubstanz, die keine Farbstoffe annehmen, oder durch Vacoulen, welche bei jedem angewandten Härtungsmittel mit Ausnahme des Alkohol auftreten[1]). An den nach Grenacher's Methode entfärbten Augen sind diese Blasen zuweilen vorhanden,

[1]) Die dicht hinter dem Auge abgeschnittenen, noch lebenden Köpfe wurden theils in Chromessigsäure, in Chromsäure oder Alkohol abgetödtet, theils in Ueberosmiumsäure-Dämpfen geräuchert und mit Pikrokarmin gefärbt. Einlegen in Ueberosmiumsäure ergab durch zu starke Erhärtung keine schnittfähigen Präparate. Die Chromsäure-Köpfe wurden in Schnittserien von 0,01 mm, die mit Osmium-Dämpfen geräucherten in Serien von ca. 1/70 mm Dünne zerlegt. Eine Anzahl dünner Schnittserien durch Augen, deren Pigment nach der Grenacher'schen Methode (Salzsäure-Glycerin-Alkohol-Mischung) entfernt war, konnte die am normalen Auge erhaltenen Resultate nur bestätigen.

meistens erscheint die Retinula schlanker und der Zellkörper homogen. Das innere Drittheil der Retinula, ihr centrales Ende, ist breiter als der mittlere, aber schmaler als der äussere Abschnitt; die kurzcylindrischen (walzenförmigen) Enden der Zellen liegen frei neben einander, das Pigment ist hauptsächlich an ihrer oberen und unteren Grenze angesammelt

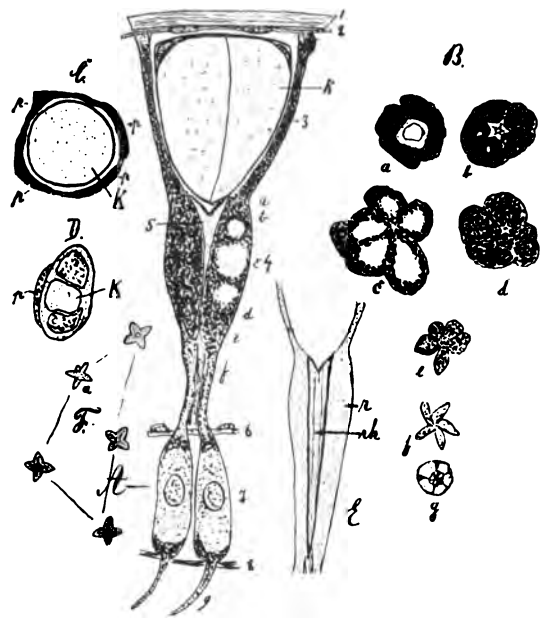


Fig. 122.

A. Einzelauge von *Gammarus pulex* im Längsschnitt, nicht entfärbt. 1 Cuticula. 2 Hypodermis. 3 Pigmentzellen (verbreiterte Retinulazellen). 4 äusserer Theil der Retinula. 5 Rhabdom. 6 bindegewebige Membran. 7 innerer Theil der Retinula. 8 Augenkapsel. 9 Nervenfaser. K Krystallkegel.

B. a—f Querschnitte der Retinula, den gleich bezeichneten Stellen in A entsprechend. g Querschnitt einer entfärbten Retinula, durch das schmale Ende des äusseren Theiles, ungefähr bei e. C. Querschnitt durch das äussere Ende eines Einzelauges. K Kegel. p die vier Pigmentzellen (A 3).

D. Querschnitt der Krystallzellen eines noch unfertigen Einzelauges am Rande des Auges. K Anlage des Kegels zwischen den beiden Kernen. p eine Pigmentzelle.

E. Längsschnitt des äusseren Theiles einer entfärbten Retinula. r Retinula. rh Rhabdom.

F. Querschnitte durch fünf benachbarte Rhabdome eines entfärbten Auges, nahe an ihrem äusseren Ende. a zeigt noch den Rest der fünften Leiste.

und nie in solcher Menge vorhanden, dass der Zellkörper und der grosse ovale Kern dadurch verdeckt würden. An das abgerundete centrale Ende der Zellen tritt je eine Nervenfaser an, welche häufig auch mit Pigmentkörnchen besetzt ist.

Diese cylindrischen Sockel der Retinulazellen stehen an der centralen Wand der Augenkapsel, ziemlich senkrecht zu dieser, dicht neben einander; zahlreiche pigmentlose Bindesubstanzzellen mit grossen,

ovalen Kernen bilden ein Netz (durchbrochene Membran), welches an der Grenze des inneren und äusseren Theiles der Retinulazellen ausgespannt ist. Die anscheinend fadenförmigen, in der That aber bandförmigen Zellen mit ovalen Kernen, welche zwischen den Einzelaugen vorhanden sind, dürfen wohl nicht als Bindegewebszellen, sondern, entsprechend den bei vielen Arthropoden an gleicher Stelle vorhandenen, gleichgebauten Pigmentzellen, als unveränderte Hypodermiszellen aufgefasst werden.

Von der Mitte des Auges nach dem Rande hin nehmen die Einzelaugen an Grösse ab, und nur die mittelsten sind senkrecht gegen den Grund des Auges gerichtet: die übrigen sind nach dem Rande zu geneigt und zwar so, dass die Retinula an der Grenze des unteren und mittleren Drittels eine immer stärker werdende Biegung erleidet, bis in den äussersten Einzelaugen Kerntheil und Rhabdomtheil der Retinula einen rechten Winkel mit einander bilden, wobei aber jeder Theil für sich immer gerade gesteckt bleibt.

Die Einzelaugen in der Peripherie des Auges sind weniger ausgebildet als die mittleren, ihre Krystallkegel kugelig oder linsenförmig statt kegelförmig und zuweilen findet man daselbst noch ganz junge Kegel, in ihren Bildungszellen zwischen den beiden Kernen liegend. (Fig. 122, D.)

Das kleine kugelige Ganglion retinae (peripheres Ganglion des Opticus), aus welchem die Nervenfasern vereinzelt direct zu den Retinulazellen ziehen, berührt einerseits die Augenkapsel, andererseits das Gehirnganglion. Die von diesem zu dem Retinaganglion ausstrahlenden Fasern bilden ein Chiasma. Das Auge von *Gammarus* kann zugleich als Beispiel für einen Theil jener Arthropoden gelten, welche als Imago noch wachsen und deshalb ihre starre Cuticula (den Chitinpanzer) öfters abwerfen. Bei diesen scheidet gewöhnlich nicht wie bei den Insecten dieselbe Zelle Krystallkegel und Cornea ab, sondern ein Theil der embryonalen Epithelzellen rückt in die Tiefe und wandelt sich in Krystall- und Sinneszellen um, während der Rest sich abflachend als Hypodermis über das Auge wegzieht und nach aussen die meist glatte Cornea, nach innen eine Basalmembran erzeugt. Das Auge liegt hier also abgeschlossen unter der Körperoberfläche und die Häutung kann stattfinden, ohne dass die Krystallzellen in Mitleidenschaft gezogen werden.

(Ich hatte mir die Erscheinung so erklärt, ehe ich Grobben's[1]) Beobachtungen über die Entwicklung des Auges von *Moina rectirostris*

[1]) Grobben C., Die Entwicklungsgeschichte von *Moina rectirostris*. Arbeiten d. Zoolog. Instituts Wien Bd. 1.

kennen lernte. Hier hängt das Auge gleichfalls zuerst mit der Hypodermis zusammen, später wölbt sich aber eine Hautfalte darüber, die sich mit einer entgegenkommenden vereinigt und das Auge ganz einhüllt, so dass es unter die Körperoberfläche zu liegen kommt. Leider fehlen noch genügende Beobachtungen über die Entwicklung des Amphipodenauges, so dass sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen lässt, ob der Vorgang hier ähnlich wie bei den Phyllopoden ist, oder ob für die Amphipoden meine Hypothese Gültigkeit behält).

Bei denjenigen Arthropoden, deren Augen in der Körperoberfläche liegen, betheiligen sich (Decapoden und Libellenlarven) die Krystallzellen activ an der Häutung.

Demselben Typus, wie das Auge von *Gammarus*, gehören auch die Augen einiger anderer Amphipoden an, wie *Hyperia*[1]) und *Phronima*[1]). Die Unterschiede, welche sich finden, beruhen grösstentheils auf der Gestalt der Krystallkegel und der Form des Auges.

Dasselbe ist bei *Hyperia* bedeutend grösser und stärker gewölbt als bei *Gammarus*, was namentlich durch die langen und schlanken Krystallkegel bewirkt wird, deren ungefähr zwanzig in dem Durchmesser des Auges neben einander stehen. Sie haben die Gestalt eines Nagels; die mittleren sind gerade, die randständigen dagegen leicht gekrümmt. Die Cornea zieht glatt über das Auge hin, unter ihr liegt die ganz flache Hypodermis mit ihren Kernen und dicht unter derselben die grossen Kerne der Krystallkegelzellen, welch letztere jeden Kegel als ein weiter, fast bis zu der Spitze des Kegels reichender Sack umgeben. Die fünfzellige Retinula ist unmittelbar unter dem Kegel etwas angeschwollen, und verschmälert sich von da nach ihrem centralen Ende zu gleichmässig ein wenig, wobei die Zellen gerade wie bei *Gammarus* sich von einander entfernen. In diesem vorderen Abschnitt liegt das spindelförmige, sehr dicke Rhabdom, welches vorne gerade abgestutzt, nach hinten ziemlich spitz zuläuft und einen Kanal umschliesst, also eine Röhre mit dicker, deutlich quergestreifter Wandung bildet. Da, wo das Rhabdom endigt, sind die Retinulae von den Maschen eines horizontalen Netzes verästelter Bindesubstanzzellen umgeben, welche grosse Kerne und (bei den Spiritusexemplaren) hellbraunes Pigment enthalten. Der durch diese pigmentirten Zellen abgegrenzte untere Theil der Retinula wird von

---

[1]) Da ich kein frisches Untersuchungsmaterial zur Verfügung hatte, kann ich meine Angaben den in einzelnen Punkten abweichenden von Claus und Grenacher nicht mit voller Bestimmtheit entgegenstellen, glaube aber doch, für die Richtigkeit derselben einstehen zu können.

C. Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten des Zoolog. Instituts Wien 1879. Bd. 2.

den isolirten schmalen kernhaltigen Enden der Retinulazellen gebildet, welche unpigmentirt sind.

Eine zweite Reihe von Pigmentzellen, etwas stärker gefärbt als die eben erwähnten, liegt an dem äusseren Ende der Retinulae, und an-

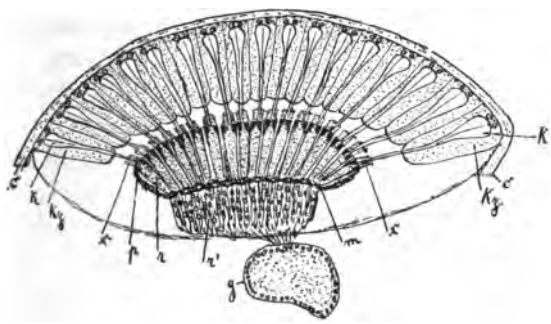


Fig. 123.

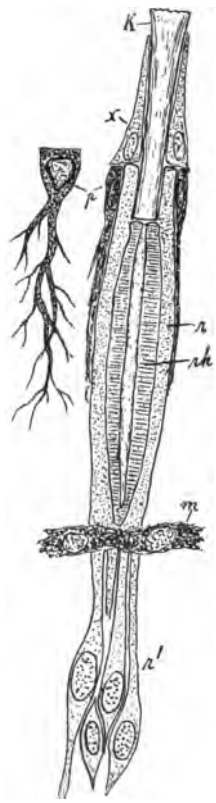


Fig. 124.

Fig. 123. Skizze eines Querschnittes durch das Auge von *Hyperia galba*.

Fig. 124. Eine Retinula mit dem Anfang des Kegels, stärker vergrössert, im Längsschnitt. c Cuticula. g Ganglion opticum. K Krystallkegel. Kz Krystallzellen. m Grenzmembran (Netz von Pigmentzellen). p Pigmentzellen der Retinula. r, r' äusserer und innerer Theil der Retinula, rh Rhabdom. x keilförmige Zellen an der Spitze des Kegels. Länge des Rhabdoms 0,16 mm, der Kegel 0,19 — 0,286 mm, der Sockel 0,12 mm. Dicke des Auges 0,42 mm.

scheinend in gleicher Zahl wie die Retinulazellen. Das obere Ende dieser Pigmentzellen, welches den unregelmässig geformten, etwas abgeplatteten Kern enthält, ist gerade abgeschnitten, das untere läuft wurzelförmig verästelt bis nahe an die untere Pigmentschicht. Ueber diesen Pigmentzellen liegen keil- oder spindelförmige, blasse Zellen mit ovalen Kernen, welche sich mit ihrem längeren oberen Theile eine kurze Strecke weit an dem Krystallkegel entlang ziehen und seine Spitze umgeben.

Alle bis jetzt besprochenen Theile sind in einer zarten Kapsel eingeschlossen, welcher das kleine Retinaganglion ähnlich wie bei *Gammarus* dicht anliegt.

Das Auge ist sehr wenig pigmentirt, die Krystallkegel sind nur an ihrer untersten Spitze von Pigment umhüllt und das vorhandene wird zum grössten Theile durch Alkohol gelöst, so dass in den Präparaten kein Kern durch den Farbstoff verdeckt wird. Ganz pigmentlos sind die Augen eines anderen Amphipoden, der *Phronima sedentaria*. Dieses auch durch seine Lebensweise merkwürdige Thierchen zeichnet sich dadurch aus, dass es vier Augen besitzt. Die Stirn des Thieres — um mich so auszudrücken — ist sehr hoch und es befindet sich nun ein Paar Augen in der Wangengegend, ein anderes Paar an dem Scheitel; die Retinulae beider Augen liegen aber nahe beisammen, und ebenso empfangen sie ihre Nervenfasern nur aus verschiedenen Gegenden desselben Ganglion. Beide Augenpaare lassen sich auf das Schema des *Gammarus*-Auges zurückführen, wobei das Auge von *Hyperia* ein Verbindungsglied bildet.

Das Seitenauge von *Phronima* zeigt verhältnissmässig wenig Abweichungen von dem der *Hyperia*; wie dort zieht die Cornea glatt darüber weg, es ist kleiner, seine Einzelaugen aber zahlreicher und an letzteren ein Abschnitt zu erkennen, welcher bei *Hyperia* und *Gammarus* fehlt. Es reichen nämlich hier die Rhabdome nicht bis zu der Grenzmembran, sondern endigen vorher, wobei sie in den mittleren Retinulae weiter von ihr abstehen als in den peripher gelegenen. Da bei *Phronima* das Pigment fehlt, tritt dieser Theil sehr scharf hervor und erscheint auf dem Schnitt nach aussen durch eine convexe Linie begrenzt, die, scheinbar eine feine Membran, eben die innere Grenze der Rhabdome bezeichnet. Im übrigen finden wir die Bestandtheile des *Hyperia*-Auges wieder. Zunächst an Stirn und Seitenauge die Hypodermis mit scheibenförmigen, darunter die Reste der Krystallkegelzellen mit je zwei grossen, kugeligen Kernen, über denen ein Paar blasser, ovaler Kerne sichtbar ist, welche einer feinen, das Auge umhüllenden Membran angehören. Die regelmässige Anordnung dieser Kerne in Beziehung zu den Krystallkegelzellen ist sehr auffallend und ihr schattenhaftes Aussehen liesse sie eher für Abdrücke von Kernen, als für solche selbst halten.

Von hier ab müssen beide Augenpaare gesondert betrachtet werden. In den Seitenaugen sind die centralen Kegel gerade, kurz vor dem Ende spindelförmig angeschwollen, weiter nach der Peripherie zu tritt wie bei *Hyperia* immer stärker zugleich mit einer seitlichen Verschiebung des Kopfes des nagelförmigen Kegels eine leichte Biegung der Längsachse ein (Fig. 125 und 128). Die Kegel dieser Augen sind verhältnissmässig kurz; riesenhaft erscheinen dagegen die der Scheitelaugen, welche von dem Scheitel bis zu dem Gehirnganglion reichend

je nach der Grösse des Thieres eine Länge bis zu 4,5 mm erreichen können, bei mittelgrossen Individuen ungefähr 2,5 mm messen. Auch

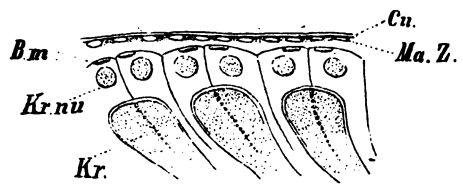


Fig. 126.

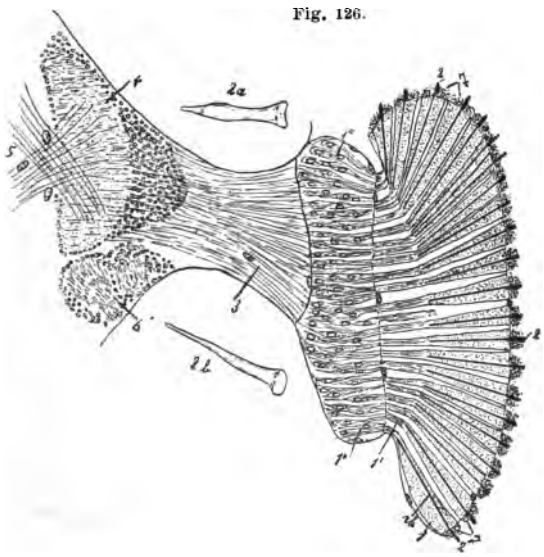


Fig. 125.

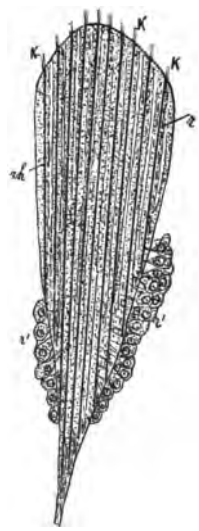


Fig. 127.

Fig. 125. Skizze eines senkrechten Längsschnittes durch das Seitenauge von *Phronima sedentaria* (von den Kegeln ist nur das innere Ende gezeichnet). 1, 1′, 1″, äusserer, mittlerer und innerer Theil der Retinula. 2 die Enden der Krystallkegel, 2 a Krystallkegel aus der Mitte, 2 b vom Rande des Auges. 3 Nervenfasern. 4 peripheres Ganglion opticum. 5 Kreuzung der aus dem centralen Ganglion kommenden Nervenfasern. 6 peripheres Ganglion opticum des Stirnauges. 7 Pigmentzellen an der Spitze der Kegel (Fig. 128, x). rh Rhabdom.

Fig. 126. Aeussere Enden dreier Krystallkegel (nach Claus). Bm Bindegewebs-Membran. Cu Cuticula. MaZ Matrix derselben. Kr Krystallkegel. Krnu Kerne der Krystallzellen.

Fig. 127. Skizze der Retina eines Stirnauges von *Phronima sedentaria*. K innere Enden der Krystallkegel. r äusserer, r′ innerer (kernhaltiger) Theil der Retinulae. rh Rhabdom.

Seitenauge: Länge der Kegel 0,085 — 0,18 mm, des Rhabdoms 0,071 — 0,088 mm, des »Zwischenstückes« in der Mitte des Auges 0,032 mm, des Sockels 0,064 mm, Durchmesser der Basis der Krystallzellen (Fig. 128, 1) 0,035 mm, einer Retinula 0,021 — 0,03 mm.

Stirnauge: Länge der Kegel bis 4,5 mm, Länge der Retina 0,395 mm, der Rhabdome bis zu 0,39 mm, Durchmesser einer Retinula am oberen Ende 0,028 mm, des Rhabdomes 0,012 mm.

bei diesen sind die erwähnten Verbiegungen vorhanden, aber nur in dem ersten, schnell sich zuspitzenden, kurzen Theile des Kegels; der ganze übrige Theil wird von einem sehr dünnen aber starren, cylindrischen Stab gebildet, so dass diese Krystallkegel passend mit langen

und feinen Stecknadeln verglichen wurden. Die Krümmungen, namentlich die seitliche Verschiebung des Kopfes gegen die Axe des Kegels sind nicht nur an conservirten Exemplaren zu sehen, sondern wurden von O. Schmidt auch am lebenden, beziehungsweise frischen Thiere beobachtet. In der Retinula des Seitenauges finden wir abgesehen von dem oben erwähnten Unterschiede ziemlich die Elemente des *Hyperia*-Auges, nur kleiner, wieder. Die Spitze des Krystallkegels ist auch hier von den fraglichen kleinen, wenig pigmentirten Zellen (Fig. 126[7], 128[x]) umgeben, aber die dort vorhandenen Pigmentzellen der Retinula fehlen. (Ich glaube allerdings an entsprechender Stelle auch bei *Phronima* Kerne gesehen zu haben; da dies jedoch nur an einem Präparate der Fall war und die Autoren hierüber keine näheren Angaben machen, kann ich über dies an sich wahrscheinliche Vorkommen nichts bestimmtes aussagen.)

Die Retinulae, durch eine feine, kernhaltige Membran nach aussen (gegen die x-Zellen zu) abgegrenzt, bestehen aus fünf Zellen mit einem röhrenförmigen Rhabdom, dem rhabdomlosen Mittelstück und den kernführenden Enden, welche sich zugespitzt direct in die Nervenfasern fortsetzen und nach aussen durch eine feine, kernhaltige Siebmembran (m), nach innen durch den Boden der Augenkapsel (m') abgeschlossen sind.

Die bis jetzt besprochenen Gebilde sind von der grossen Augenkapsel umgeben, durch deren Boden die Nervenfasern in Form eines dicken Bündels eintreten. Verschieden von *Gammarus* und *Hyperia* liegt nämlich bei *Phronima* das Augenganglion zwar dicht am Gehirn, aber eine Strecke weit von dem Auge entfernt, so dass die Nervenfasern hier einen kurzen, dicken Strang bilden; das Chiasma zwischen Gehirn- und Augenganglion ist hier bei weitem deutlicher als bei *Gammarus*.

Aus dem oberen und hinteren Abschnitte des Ganglion, welcher theilweise abgeschnürt ist, gehen die Nervenfasern zu den Scheitelaugen ab; diese sind zu langen Kegeln ausgezogen, deren Spitze dem Gehirn aufliegt, und von den Retinulae gebildet wird. Letztere sind ungefähr fünf bis sechsmal so lang wie die des Seitenauges, und die Rhabdome enden nicht in der Spitze des Kegels, sondern in verschiedener Höhe auf der Fläche des Kegelmantels, und zwar an der Seite, an welche die Nervenfasern antreten. Die rhabdomfreien Enden der Retinulazellen biegen dabei hakenförmig nach aussen um, so dass sie sammt ihren Kernen einen Mantel bilden, welcher die Spitze des Kegels zu zwei Dritteln umfasst. Deshalb erhält man auf einem Querschnitt in der Nähe der Kegelspitze Retinulaquerschnitte aus den verschiedensten Höhen, und in Folge dessen von verschiedener Grösse,

wobei die kleinsten (die Retinulaenden) natürlich an dem Kernmantel liegen, dann allmählich grössere folgen bis zu den grössten an der entgegengesetzten Seite (Fig, 127 u. Fig. 128, 3). Das ganze Auge wird von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, welche an der Spitze und

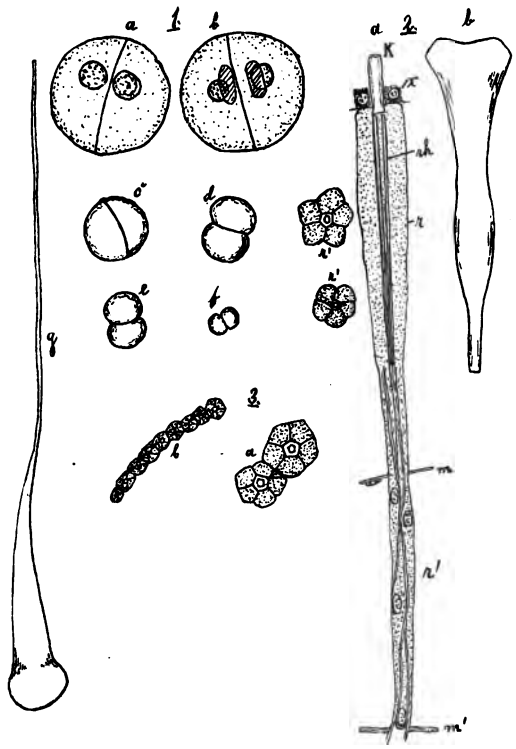


Fig. 128.

Einzelne Theile des Auges von *Phronima sedentaria*, stark vergrössert.

1. a, b Krystallzellen, von aussen gesehen. c, d, e, f Kegel verschiedener Grösse, von oben gesehen. g Anfang eines stecknadelförmigen Kegels aus dem Stirnauge.
2. a eine Retinula aus der Mitte des Seitenauges im Längsschnitt und daneben zwei Querschnitte derselben r'. K Ende des Kegels. m Grenzmembran. m' Augenkapsel. r äusserer, r' innerer Theil der Retinula. rh Rhabdom. x Pigmentzellen. b der zugehörige Krystallkegel.
3. Aus einem Querschnitte der Retina des Stirnauges; a Retinulae in der Mitte, b Retinulae durch das zugespitzte Ende getroffen.

der medianen Seite durch cuticulare Längsbänder verstärkt ist. — Es hat, wie ich glaube, keine Schwierigkeit, den anscheinend absonderlichen Bau der Retina des Scheitelauges aus dem Seitenauge abzuleiten, und zwar durch Verlängerung des rhabdomhaltigen Theiles der Retinulae nach innen zu und gleichzeitiges seitliches Ausweichen des kernhaltigen Retinulaendes, und damit den Nachweis zu führen, dass die Augen der

Amphipoden trotz der grossen Verschiedenheit ihres Baues nur Abänderungen eines Typus sind, als welchen wir einstweilen das Auge von *Gammarus* betrachten dürfen. Schwieriger ist es dagegen, das Vorhandensein zweier vollkommen von einander getrennten Augenpaare bei den Phronimiden zu erklären; einen Anhalt kann dabei einmal der Umstand gewähren, dass bei *Gammarus* das Auge seitlich eingeschnürt ist, dann der, dass die Augen der nahe verwandten *Hyperiden* fast den ganzen Kopf einnehmen und dass schliesslich bei *Phronima* die Augen einer Kopfseite auch nur von einem Ganglion aus innervirt werden. Ob die Zweitheilung des Auges daraus hervorgeht, dass die Opticusfasern in zwei gesonderten, schräg zu einander stehenden Bündeln aus dem Ganglion austreten, oder, wie ich vermuthe, umgekehrt das letztere durch erstere hervorgerufen wird, mag die Entwicklungsgeschichte entscheiden. Auch bei Käfern kommt übrigens die Trennung des Auges in einen oberen und einen unteren Theil vor; unsere gemeinsten Mistkäfer (*Geotrupes*) besitzen auf jeder Seite ein kleineres unteres und grösseres oberes Auge, welche bei *Gyrinus* und den Scarabaeen *(Ateuchus)* noch weiter aus einander stehen, während bei den übrigen Lamellicorniern die Augen durch das Wangenschild wenigstens mehr oder weniger getheilt sind.

Das Auge der Schizopoden *(Mysis)* liegt in der Spitze eines Augenstieles und umfasst nicht nur das Ende, sondern auch die Seiten desselben ziemlich weit, so dass es ungefähr die Gestalt eines halbirten, von unten her ausgehöhlten Eies besitzt.

Die Cornealinsen sind nur sehr schwach convex-concav gewölbt, dicht unter ihnen liegen die vier Semper'schen Kerne. Der weiche und unregelmässig flaschenförmige Krystallkegel ist von einer zarten Hülle umgeben, welche sich durch die Retinula hindurch als cylindrischer Stab bis zu dem Rhabdom fortsetzt (falls dieser lichtbrechende Stab nicht etwa das fadenförmige Vorderende des Rhabdoms darstellt). Die Kerne der Retinula liegen dicht hinter dem Kegel, die Retinula selbst ist auffallend lang im Verhältniss zu dem sehr kurzen Rhabdom, welches in ihrem centralen Ende enthalten ist. Aus vier Segmenten bestehend hat es die Form einer vierseitigen Pyramide mit abgerundeten Kanten, und sieht mit der gerade abgestutzten Basis nach aussen. Die Querscheibchen des Rhabdoms sind wie bei den Decapoden in zwei benachbarten Segmenten alternirend gestellt und im Bau des Rhabdoms wie des Ganglienapparates ist die grösste Aehnlichkeit mit diesen vorhanden, so dass ich bei den Nervencentren des Flusskrebses diejenigen von *Mysis* mitbesprechen kann. Das Pigment ist wenig entwickelt und auf den unteren Theil der Retinula beschränkt.

Als Vertreter der Decapoden wähle ich den Flusskrebs, *Astacus fluviatilis*, um daran Bemerkungen über andere Formen anzuknüpfen.

Die Augen sitzen auf beweglichen Stielen und umfassen die Spitze derselben ungefähr in Form einer Halbkugel, die Cornea ist über jeder Retinula aussen eben, an der Innenseite schwach convex. Dicht unter

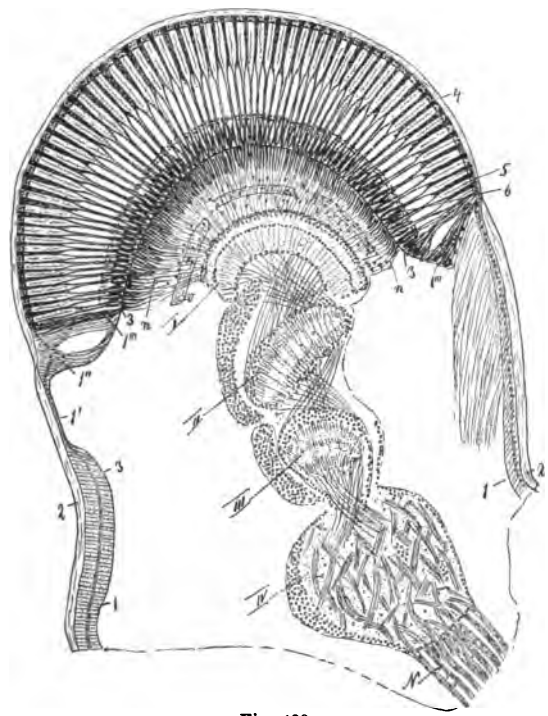


Fig. 129.

Längsschnitt durch den Augenstiel von *Astacus fluviatilis*, gleich nach der Häutung. Schwache Vergrösserung. 1, 1', 1'' Hypodermis. 1''' pigmentirte Hypodermiszellen am Rande des Auges. 2 Cuticula. 3 Basalmembran. 4 Cornea. 5 Krystallkegel. 6 Retinula. n Nervenfasern v Gefässe. N Nervus opticus. I, II, III, IV Ganglien. Die zwischen Ganglien und Hypodermis liegenden Gewebe sind nicht eingezeichnet. Länge des Einzelauges ohne Cornea 0,84 mm, Dicke der Cornea 0,035 mm, Länge der Retinula 0,214 mm, Dicke des Kegels an der Basis 0,052 mm.

ihr liegen die grossen, eiförmigen Kerne der vier Krystallzellen mit mehreren Kernkörperchen, umgeben von beträchtlichen Resten des Zellkörpers; darauf folgt ein niedriger, weniger lichtbrechender Theil des Kegels, aussen vier concave Eindrücke zeigend. Der eigentliche, stark lichtbrechende Kegel hat ungefähr die Form eines an beiden Enden leicht abgerundeten vierseitigen Prismas, an welches sich ein gleichfalls viertheiliges, dünnes Verbindungsstück ansetzt, dessen Spitze in die Retinula eingefügt ist und mit vier feinen Zacken in die Ver-

tiefungen des spindelförmigen Rhabdoms eingreift. Dieses besteht aus vier der Länge nach zusammengefügten Spindeln, deren jede aus glasigen und körnigen Schichten abwechselnd zusammengesetzt ist. Die letzteren liegen in den vier Spindeln meist in verschiedenen Ebenen,

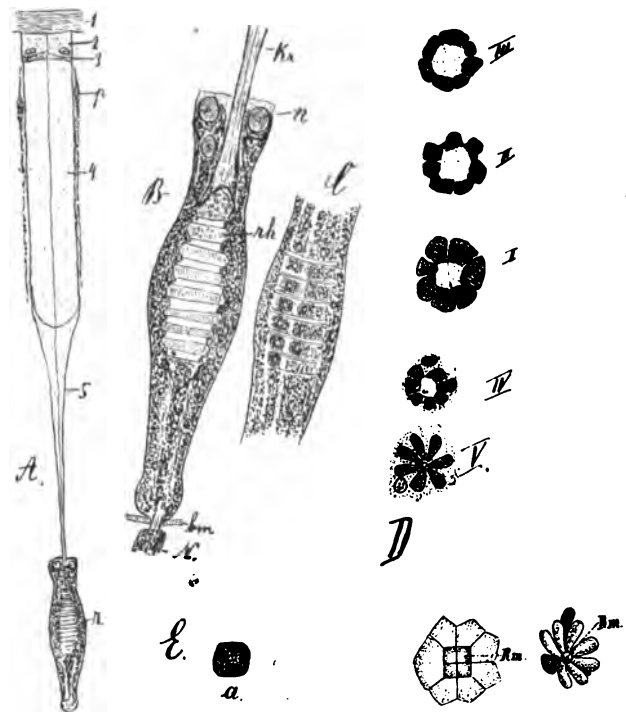


Fig. 130. Fig. 131,

Fig. 130. *A*. Einzelauge von *Astacus fluviatilis*, gleich nach der Häutung, im Längsschnitt. 1 Cornea. 2 Krystallzellen. 3 äusserer, 4 mittlerer, 5 innerer Theil des Krystallkegels. p Pigmentzellen. r Retinula.

B, *C*, *D* Längs- und Querschnitte der Retinula, stärker vergrössert.

B nahe der Medianebene. bm Basalmembran. Kr Ende des Krystallkegels. n Kerne der Retinulazellen. N Nervenstrang. rh Rhabdom. *C* Tangentialschnitt der Retinula. *D* Querschnitte, in der Reihenfolge der Ziffern vom äusseren nach dem centralen Ende der Retinula sich folgend.

E Querschnitte durch das äussere (a) und innere (b) Ende der Retinula einer *Daphnide* (*Simocephalus*).

Fig. 131. Querschnitte einer Retinula (Mitte und centrales Ende) von *Palaemon squilla* (Grenacher).

in einander geschränkt, aber nicht mit einander vereinigt. Ist durch einen Längsschnitt nur eine Spindel getroffen, wie in Fig. 130 B, so sieht man, dass die Schichten in derselben keilförmig über einander gelagert sind. Die körnigen Schichten treten über die hyalinen am Rande derart vor, dass auf jeder Spindel, der Zahl der Retinulazellen entsprechend, eine oder zwei Längsreihen von Höckern stehen. Die Rhab-

dome der Krebse sind roth gefärbt, der Farbstoff aber nur in der hyalinen Masse enthalten. In Wasser quillt die letztere bedeutend auf und verändert dadurch die Gestalt des Rhabdomes.

Die sieben langgestreckten, schwarz pigmentirten Retinulazellen ragen mit ihrem oberen, weniger stark pigmentirten Ende etwas über das Rhabdom hinaus, und hier liegen in einer kleinen Anschwellung die grossen, eiförmigen Kerne, jeder mit einem grossen Kernkörperchen. An der Ansatzstelle des Kegels an das Rhabdom ist die Retinula etwas eingeschnürt, baucht sich dann spindelförmig aus und erweitert sich an ihrem Ende zu einem kleinen Knopfe, in welchen durch die sehr dünne Basalmembran hindurch der Nerv eintritt.

Während die Retinulazellen an den vorderen zwei Drittheilen der Retinula als erhabene Leisten (die in der Mitte allerdings nur wenig bemerkbar sind) über die Oberfläche hervorragen, so dass diese der Länge nach cannelirt erscheint, treten sie im hinteren Drittel sich verschmälernd flügelförmig aus einander. Die so entstehenden Zwischenräume werden durch gelbbraune Pigmentzellen mit grossen Kernen ausgefüllt, deren jede anscheinend mehrere benachbarte Retinulae versorgt. Die Hypodermiszellen, welche das Auge umgeben, verlängern sich rings an dem Rande desselben sehr bedeutend und bilden, indem sie schwarzes Pigment erzeugen, innerhalb der Kapsel einen schmalen Ring langer, bandförmiger Pigmentzellen.

Jeder Kegel ist von zwei, vielleicht auch mehreren langen, sehr flachen und breiten Pigmentzellen umhüllt, deren scheibenförmige platte Kerne nahe der Basis des Kegels liegen; diese Zellen, Hauptpigmentzellen, scheinen die unmittelbare Fortsetzung der pigmentirten Hypodermiszellen zu sein. Im übrigen ist das Pigment auf die Retinulae und die gelben Pigmentzellen an deren Basis beschränkt[1]).

Die Augen der Decapoden liegen an der Körperoberfläche in der Hypodermis, von einer Kapsel umgeben, welche einerseits durch die Cornea, andererseits durch die Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermiszellen gebildet wird. Die Krystallzellen bewahren darin ihren alten Charakter als Hypodermiszellen, dass sie als Matrixzellen der Cornea bei jeder Häutung die alte abstossen und eine neue hervorbringen. Diese Perioden der Thätigkeit sind nach der Häutung an Präparaten, abgesehen von der grösseren Dicke der Zellen (A_2 in Fig. 130) und dem geringeren Durchmesser der neuen Cornea, vor allem durch die Verände-

[1]) Kürzlich bekam ich Schnitte durch das Auge eines frischgehäuteten Krebses zu Gesicht, in welchen die Retinulae vollkommen farblos waren, während die gelben Pigmentzellen sich normal entwickelt zeigten.

rung des Zellkörpers in Bezug auf sein Färbungsvermögen (d. h. seine chemische Zusammensetzung) gekennzeichnet.

Das Auge der übrigen Decapoden stimmt mit dem des Flusskrebses in der Siebenzahl der Retinulazellen überein, aber nur die langschwänzigen (*Makrura*) haben gleich ihm eine kurze Retinula mit spindelförmigem Rhabdom. Dieses ist bei *Palaemon* vierkantig, der Krystallkegel hier ebenfalls sehr lang und seine einzelnen Abtheilungen treten sehr deutlich hervor; die erste Abtheilung des Kegels (3 in Fig. 130 A) besteht aus vier dickeren, flachen Stücken, worauf der eigentliche Kegel (4 entsprechend) in Form einer kurzen, abgestumpften vierseitigen Pyramide folgt. Diese ist in die granulirte Masse eingebettet, welche den Haupttheil des ganzen Krystallkegels ausmacht, die fein ausgezogene Spitze desselben noch von einer Rindenschicht umgeben. Ehe die Spitze mit der Retinula in Berührung tritt, durchsetzt sie, ähnlich wie bei der Libellenlarve, noch eine cylindrische Pigmentmasse.

Bei den kurzschwänzigen Krebsen (*Brachyuren*, *Krabben*) ist das Verhältniss von Retinula und Kegel ein umgekehrtes, indem erstere, säulenförmig und sehr lang, in ihrer Mitte ein gleichlanges, stabförmiges Rhabdom enthält, letzterer kurz und dick ist.

Was die Anordnung der Retinulazellen anbelangt, so ist bei den langschwänzigen Krebsen häufig eine der sieben Zellen um das Doppelte grösser als die übrigen, so dass sie allein eine der vier Seiten des Rhabdoms einnimmt; doch ist unbekannt, in welcher Weise sich alle oder ein Theil der Zellen an dem Aufbau desselben betheiligen.

Auch die Retinula der Stomatopoden (*Squilla mantis*) besteht aus 7 Zellen. — Unter allen Arthropoden besitzen die Schizopoden, Stomatopoden und Decapoden die grösste Anzahl von Retinaganglien, indem vier Ganglien hinter einander in dem Augenstiele liegen und durch den Sehnerven mit dem Gehirn zusammenhängen, alle vier durch Chiasmen, deren Kreuzung bei den dem Auge näheren Ganglien am vollständigsten ist, mit einander verbunden. Ich will sie von aussen nach innen als I. II. III. IV. bezeichnen[1]). Die in IV. eintretenden, gesonderten Stränge des Nervus opticus kreuzen und verflechten sich hier mit einander und lösen sich in einzelne Fasern auf (*Astacus, Squilla, Mysis*). In dem Nerv liegen bei *Astacus* zwischen den Faserbündeln zahlreiche, lange und ovale Kerne. Die Marksubstanz des III. auch noch massigen Ganglion zeigt schon eine deutliche, regelmässige Streifung in der Richtung der Nervenfasern, sowie eine concentrische Schichtung. Das

[1]) Da die Grösse und feine Ausführung der schönen Grenacher'schen Zeichnung (Sehorgane der Arthropoden, Auge von *Mysis*) Schwierigkeiten für eine verkleinerte Copie boten, musste ich mich mit nebenstehender Skizze von *Astacus* begnügen.

II. liegt schräg zwischen dem I. und III. und ist bei *Mysis* kegelförmig, bei *Astacus* und *Squilla* mehr abgeplattet, ebenfalls mit radiärer und concentrischer Streifung; letztere ist bei *Mysis* stärker als bei den beiden anderen Arten. Das I. Ganglion ist flach, dem Boden des Auges entsprechend gewölbt, und zerfällt in zwei Kernschichten, getrennt durch zwei Markschichten, die bei *Astacus* und *Mysis* beide deutliche radiäre

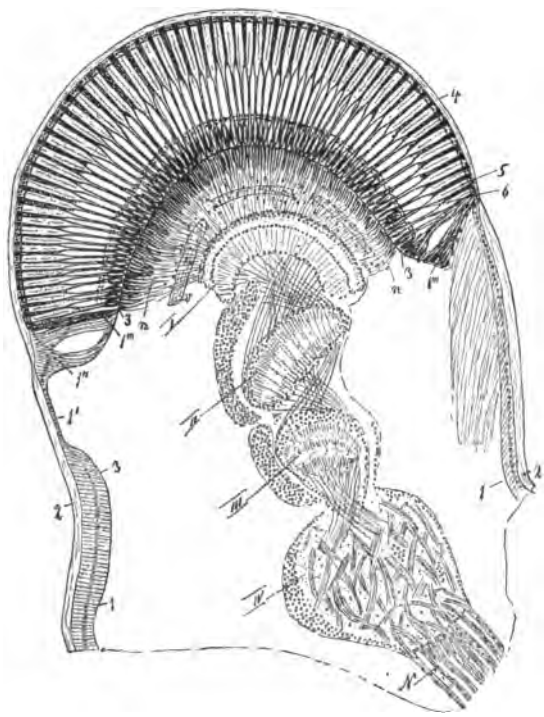


Fig. 132.
Längsschnitt durch den Augenträger und das Auge von *Astacus fluviatilis*. I, II, III, IV die vier peripheren Ganglien. N der Stamm des Sehnerven. n die in das Auge tretenden Nervenfasern.

Streifung besitzen, bei letzterer sogar aus palissadenförmigen Zellen zu bestehen scheinen, ähnlich wie bei der Fliege.

Das erste Ganglion ist noch ziemlich weit von der Basalmembran des Auges entfernt, der Zwischenraum mit Bindesubstanz und Blutgefässen erfüllt, durch welche die bei *Astacus* stark pigmentirten Nervenfasern zu dem Auge hinziehen.

Die Ordnung der Phyllopoden[1]) zerfällt in die Unterordnungen der Branchiopoden und der Cladoceren, von denen die ersteren

[1]) Leydig, *Artemia salina*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 3.
C Claus, Zur Kentniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Abhandl. d. Wiener Akad. Math.-Naturw. Classe Bd. 37.

gleich den Decapoden einen aus vier Segmenten bestehenden Krystallkegel besitzen; im allgemeinen sind zwei paarige Seiten- und ein unpaares Stirnauge vorhanden, letzteres als überbleibendes Larvenauge nach einem anderen Typus gebaut. Nur selten stehen übrigens beide Arten des Sehorgans gleichzeitig im Gebrauch, meistens wird das letztere bis auf eine Pigmentanhäufung zurückgebildet, zuweilen aber auch allein entwickelt.

Die zusammengesetzten, paarig angelegten Augen verschmelzen häufig im Laufe der Entwicklung (Ostracoden und Cladoceren)

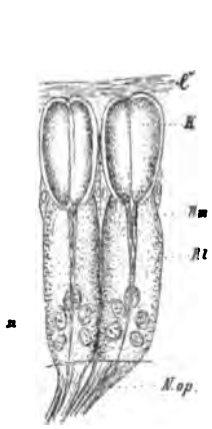


Fig. 133.

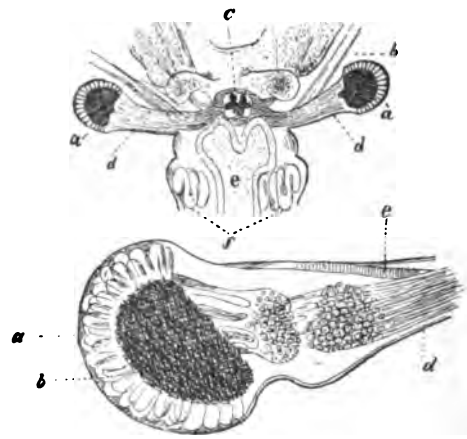


Fig. 134.

Fig. 133. Zwei Einzelaugen aus dem Auge von *Apus cancriformis* (Grenacher). C Cornea. K Krystallkegel. N. op. Nervus opticus. Rl Retinula. Rm Rhabdom. n Kerne der Retinulazellen. Länge der Retinula 0,08 mm, des Kegels 0,06 mm.

Fig. 134. Kopf mit den Augen von *Artemia salina* (Leydig). a Auge. d Augenstiel. c Larvenauge. — Darunter ein Auge stärker vergrössert: a Cornea. b Krystallkegel. d Nervus opticus. e Muskel.

mehr oder weniger vollständig zu einem einzigen grossen Auge in der Medianebene, (*Simocephalus*, *Leptodora hyalina*) sind aber bei weit vorgeschrittenen Embryonen von *Simocephalus* z. B. noch deutlich paarig zu beiden Seiten des Gehirns gelegen.

Von einander kaum getrennt sind die Augen der Limnadiden, schärfer gesondert die der Apodiden, während die Augen der Branchipodiden auf unbeweglichen Stielen vom Kopfe nach beiden Seiten hin abstehen. In den Augenstielen liegen zwei kleine Ganglien, welche von dem *N. opticus* durchsetzt werden (Fig. 134).

Bei *Apus cancriformis* sind die Kegel gross, eiförmig, und nehmen fast den ganzen Raum der Bildungszellen ein, so dass von letzteren nur eine dünne Hülle um den Kegel herum übrig bleibt, während sie bei *Branchipus stagnalis* sich erhalten und der eigentliche Kegel als kleines ellipsoides Gebilde in ihnen liegt; bei dem

lebenden Thiere scheinen Kegel und Krystallzellen das gleiche Lichtbrechungsvermögen zu haben und deshalb als ein einheitlicher Körper zu wirken.

Zu der cylindrischen Retinula gruppiren sich fünf Zellen, das Rhabdom ist sehr dünn und bei *Apus* bedeutend kürzer als die Retinula.

Die Estheriden und die Cladoceren unterscheiden sich von den übrigen Arthropoden zunächst durch den Besitz eines aus fünf Segmenten bestehenden Krystallkegels, dann aber auch durch die Gestalt, welche das ganze Auge bei ihnen erlangen kann.

Die in der Jugend paarigen Augen vereinigen sich später zu einem unpaaren, in der Medianebene am Kopfe des Thieres gelegenen Auge, welches, bei dem Männchen grösser als bei dem Weibchen, bei den Polyphemiden eine ganz aussergewöhnliche Grösse unter gleichzeitiger Verlängerung der Krystallkegel erreichen kann.

Schon das Auge der Daphniden nähert sich der Kugelgestalt, in noch vollkommenerem Maasse aber ist diese bei *Leptodora hyalina* ausgebildet, wo das Auge in dem Vorderende des Körpers auf dem Ganglion wie eine Kugel auf einem dünneren Stiele aufsitzt.

Das Auge von *Simocephalus* umfasst nur eine sehr geringe Anzahl von Einzelaugen mit kurzen, dicken Kegeln und schlankerer, nach innen spitz zulaufender Retinula, in welcher das vierkantige Rhabdom liegt. Am Anfange sehr breit und hohl (Fig. 130 E) wird es ähnlich wie bei *Carabus auratus* nach dem inneren Ende zu schmäler und die Rippen treten so stark hervor, dass sein Querschnitt hier kreuzförmig ist. Die sehr stark pigmentirte Retinula hat die Form einer spitzen, vierseitigen Pyramide, deren Kanten mit denen des Rhabdoms übereinstimmen.

Fig. 135.
Sagittaler Schnitt durch die Mitte des Auges von *Simocephalus*. Durchmesser d. Auges 0,3 mm, Länge eines Einzelauges ca. 0,107 mm, einer Retinula 0,071, d. Kegels 0,035 mm.

Die Retinulae der Einzelaugen, deren in der Medianebene ungefähr vierzehn neben einander stehen, berühren sich gegenseitig nicht; die antretenden Nervenfasern sind schwarz pigmentirt. Zwischen den Ommatidien befinden sich keine Pigmentzellen.

Die Augenkugel von *Leptodora*[1]) ist dagegen in der Medianebene mit ungefähr vierundzwanzig radiär gestellten Einzelaugen besetzt, deren nach dem Mittelpunkte der Kugel zu gerichtete, schwarz pigmentirte Retinulae ganz dicht an einander liegen, so dass auf dem Querschnitte

[1]) Die vorzüglich conservirten Exemplare von *Leptodora hyalina* erhielt ich durch die Güte des Herrn Professor Weismann und freue mich, hier meinen Dank dafür abstatten zu können.

die dünnen Rhabdome wie helle Punkte in einer gleichmässig schwarzen Masse eingebettet erscheinen. Die Retinulae reichen nicht ganz bis an das Centrum der Kugel, sondern lassen hier einen kleinen Raum frei. Die Krystallkegel sind schlank und bedeutend länger als die Retinulae, aus fünf Segmenten zusammengesetzt, welche an dem peripheren Ende nicht sehr dicht an einander liegend deutlich ihre Grenzen erkennen lassen, während sie nach der Spitze des Kegels hin immer inniger mit einander verschmelzen; ihr Querschnitt ist dem entsprechend hier kreis-, dort rosettenförmig. Ungefähr auf halber Länge zeigt der Kegel eine birnförmige Anschwellung, die sich mit Farbstoffen intensiv färbt.

Der Krystallkegel ist auf seiner ganzen Länge von einer Anzahl Zellen umgeben, dem Umhüllungsschlauche Leydigs; am äusseren Ende bilden sie eine zusammenhängende, sackartige Hülle um die Basis des Kegels, in deren Umfang auf einer Schnittebene bis zu vier Kerne sichtbar werden, so dass deren Zahl wohl auf fünf geschätzt und dieser Theil der Hülle mit den Kernen als die Reste der Kegelbildungszellen betrachtet werden dürfte.

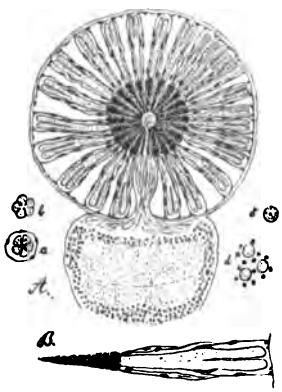


Fig. 136.

A. Längsschnitt durch die Mitte des Auges von *Leptodora hyalina*. Unter dem Auge das Ganglion opticum. a, b, c, d Querschnitte eines Krystallkegels a durch das äussere Ende, b in dem ersten, c in dem zweiten Drittel, d dicht vor der Retinula.

B. Ein Kegel mit Retinula und den umhüllenden Zellen, stärker vergrössert. Durchmesser des Auges 0,16 mm, Länge eines Einzelauges 0,078 mm, Länge des Kegels 0,052, der Retinula 0,025 mm.

Der dünnere Theil des Kegels ist von langen schmalen Zellen umgeben, deren Kerne im Allgemeinen keine regelmässige Vertheilung zeigen; ob die Kerne, welche vor dem Anfang der pigmentirten Retinula im Kreise um die Kegel herum liegen, auch diesen Zellen oder vielleicht der Retinula angehören, kann ich nicht mit Sicherheit sagen.

Der Kegel dringt mit seiner Spitze ziemlich tief in die Retinula ein, welche, schlank kegelförmig, ein dünnes, wahrscheinlich vierkantiges Rhabdom umschliesst.

Das kurz cylindrische Ganglion liegt dicht vor dem Gehirnganglion, von demselben durch eine schmale Furche nur oberflächlich getrennt; seine Rindenschicht besteht vorne und an den Seiten nur aus einer dünnen, hinten aus einer dicken Lage von Kernen, durch welche die Nervenfasern aus dem Gehirnganglion in das Ganglion opticum eintreten; die Marksubstanz des letzteren lässt einen vorderen und einen hinteren Abschnitt erkennen.

Die austretenden Nervenfasern gehen als spindelförmiger Strang in das Centrum des Auges, wo sie sich mit den Enden der Retinulae

verbinden. Mit Ausnahme des Platzes, welchen die Nervenfasern beanspruchen, und welcher ungefähr dem Raume eines Einzelauges entspricht, stehen die Einzelaugen, wie nach allen anderen Punkten der Kugeloberfläche des Auges, so auch nach hinten, gegen das durchsichtige Ganglion zu gerichtet.

Bei den Copepoden geht die Bildung des Sehorganes nach zwei Richtungen aus einander. In der einen finden wir die Bestandtheile des zusammengesetzten Arthropodenauges verwerthet — theils ganz wie dort (wenn wir mit Claus die Arguliden den Copepoden zuzählen), theils (bei den schmarotzenden Copepoden, *Siphonostomata*) unter Verringerung der Zahl der Einzelaugen und gleichzeitiger Vergrösserung einzelner Abschnitte derselben. Diese höchst merkwürdigen Augen sind besonders bei einzelnen Corycaeiden entwickelt.

Dagegen besteht das Auge der freilebenden Copepoden (*Gnathostomata*) vielfach (*Cyclopiden*, *Calaniden*) aus dem früher sogenannten x-förmigen Pigmentfleck, dessen Zusammensetzung nicht an die Sehorgane der Gliederthiere, vielleicht aber an diejenigen niederster Würmer erinnert, während allerdings die Augen der *Pontelliden* sich denen der Arthropoden anschliessen.

Die grossen Augen von *Argulus foliaceus* stehen weit aus einander zu beiden Seiten des Rückenschildes; die Hypodermis zieht glatt über dieselben hinweg und unter ihr umgibt eine cuticulare Kapsel das aus 40—50 Ommatidien bestehende Auge. Die Kegel sind kurz und dick, deutlich aus zwei Hälften zusammengesetzt, weniger leicht in vier Theilstücke spaltbar und ähnlich denen von *Gammarus* in eine Schale von Pigmentzellen eingebettet. Während lange Nerven diese Augen mit dem Gehirn verbinden, liegt ein medianes Larvenauge (»Pigmentfleck«) demselben dicht auf.

Die Corycaeiden besitzen ausser einem kleinen, unpaaren, mittleren Auge vom Typus des Cyclopsauges je ein grosses Seitenauge, welches nur aus einem Einzelauge besteht, dessen Länge bei *Sapphirina* mässig, bei *Corycaeus* aber so bedeutend ist, dass es von der Stirn bis in die vorderen Segmente des Abdomens hineinreicht. Die Achse dieses Auges ist bei den beiden erwähnten Formen der Längsachse des Körpers parallel, bei *Copilia* aber die Retinula (Pigmentkörper) ungefähr am Ende des ersten Drittheils ihrer Länge fast im rechten Winkel zu jener gebogen; das Auge reicht hier nahezu bis in die Mitte des Körpers. — Diese so auffallende Verlängerung und Ausdehnung des Auges ist durch eine vollkommene, räumliche Trennung des percipirenden Theiles von dem lichtbrechenden Apparate bedingt.

Die beiden Linsen liegen an der Körperoberfläche, bei *Corycaeus* nahe der Medianebene, bei dem Weibchen von *Sapphirina* ähnlich,

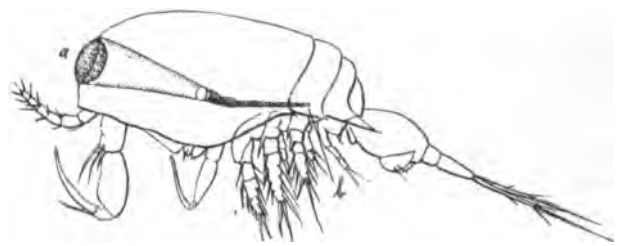


Fig. 137.
Corycaeus, von der Seite gesehen (Leuckart). a—b das Auge.

bei den Männchen aber auf der Bauchseite, bei *Copilia* weit auseinander am Vorderende des Körpers. Aber wir finden hier nicht Ver-

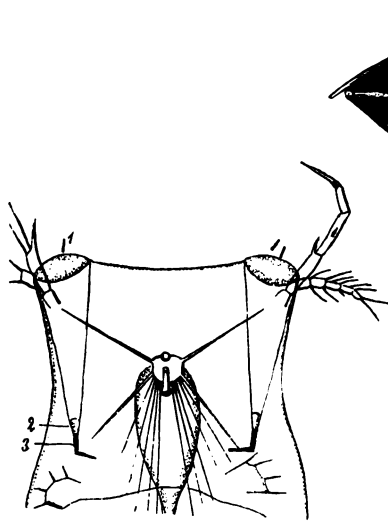


Fig. 138.

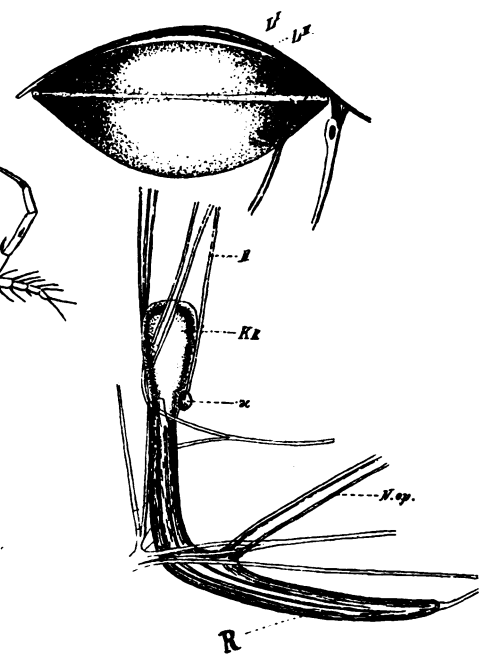


Fig. 139.

Fig. 138 Vorderende von *Copilia nicaeensis*, von oben gesehen (Leuckart). 1, 1' Augen. 2 Krystallkörper. 3 Retinula.

Fig. 139. Linse und Retinula des Auges von *Copilia denticulata* stärker vergrössert (Grenacher). Kk Krystallkörper. L^{I}, L^{II} die beiden Segmente der Linse. N Nervenfaser. N. op. Nervus opticus. R Retinula. x kleine Pigmentanhäufung. Durchmesser der Linse 0,23 mm, Dicke derselben 0,14 mm, Länge des Pigmentkörpers 0,4 mm.

dickungen der Chitinhülle als Linsen fungirend, sondern eine unterhalb derselben gelegene, weiche, biconvexe Linse, über welche sich

die Cuticula ohne besondere Verdickung einfach wölbt, so dass ein äusseres convex-concaves und ein inneres biconvexes Segment die ganze Linse zusammensetzt. Mit der Linse steht der percipirende Theil des Auges nur durch einzelne Fäden, theils nervöser, theils bindegewebiger Beschaffenheit in Zusammenhang, also durch eine Art Gitterwerk, wie es bei sehr langen Reflectoren den oberen Theil des Instrumentes mit dem unteren verbindet, nur dass hier diese Fäden keinen Cylinder, sondern einen Kegel begrenzen.

Der stabförmige Pigmentkörper, ein der Retinula entsprechendes Gebilde, trägt an seinem Vorderende einen bei *Copilia* kegel-, bei

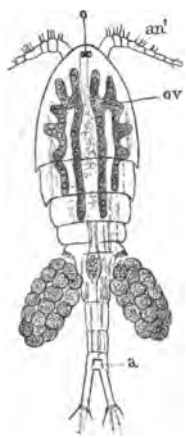


Fig. 140.

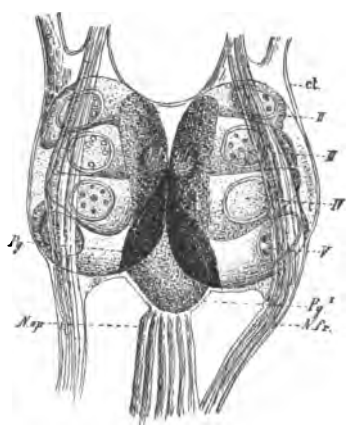


Fig. 141.

Fig. 140. *Cyclops*, von oben gesehen. o Auge. an Antenne. ov Ovarium. a After (aus Bronn.)

Fig. 141. Auge von *Calanella mediterranea* (nach Grenacher). II, III, IV, V Sehzellen. ct Cuticula. Pg Pigmentplatte. N. op. Nervus opticus. N. fr. Nerven, die zur Stirne treten. Länge des Auges 0,06 mm, Breite desselben 0,078 mm.

Sapphirina unregelmässig eiförmigen, bei *Corycaeus* kugeligen Krystallkörper, dessen Spitze von dem Pigment umhüllt ist. Er besteht aus einem vorderen homogenen und einem hinteren (kleineren) protoplasmatischen Theil.

Die Pigmenthülle (Retinula) umschliesst drei prismatische Stäbchen und andere, gleich lichtbrechende Körper.

Die Nervenfasern treten seitlich an die Retinula an.

Das Auge der Cyclopiden und Calanelliden besteht aus einem unpaaren, medianen, bauchständigen und zwei rückenständigen, kugeligen Theilen, deren jeder von einer Anzahl durchsichtiger, stark lichtbrechender Zellen und einer grossen schalenförmigen Pigmentplatte,

in welche die ersteren Zellen eingesetzt sind, gebildet wird. Bei *Calanella* finden sich in den paarigen Augen je acht, in den unpaaren zehn Sehzellen, jede mit grossem eiförmigen Kern.

Die Nervenfasern treten (nach Grenacher) an die zugespitzten inneren Enden der Zellen, während nach Hartog[1]) ein Theil der in Fig. 141 als Stirnnerven bezeichneten Fasern sich von aussen her an die Sehzellen ansetzen, so dass die Verhältnisse hier ähnlich wie bei *Planaria* sein würden. Welcher von beiden Angaben man auch folgen will, so ist doch die Aehnlichkeit dieses Auges mit dem von *Clepsine* oder *Planaria* unverkennbar.

Entwicklung des Arthropodenauges.

Wenn unsere Kenntnisse der Entwicklung des einfachen und zusammengesetzten Arthropodenauges auch sehr mangelhaft sind, so erscheinen sie doch genügend, um durch ihre Zusammenstellung ein einigermaassen brauchbares Bild der Entwicklung dieser Organe zu liefern. Am wenigsten ist über die erste Anlage des einlinsigen Auges, des Stemma, bekannt; nur nach einem Präparate von einer Ameisenpuppe (einem durch die Kleinheit der Zellen sehr ungünstigen Objecte) kann ich die Vermuthung aussprechen, dass an der Stelle des künftigen Stemma die Hypodermis sich linsenförmig verdickt, indem ihre Zellen sich verlängern und in zwei Schichten über einander anordnen, deren äussere mit der Hypodermis in Verbindung bleibt und zum Glaskörper wird, während die innere sich zu der Retina umbildet. Genauer bekannt sind die weiteren Vorgänge.

Die Glaskörperzellen, welche sich bei den erwachsenen Thieren bald lang-cylindrisch, bald plattenförmig als besondere Schicht zwischen Linse und Retina finden, sind nur Reste der ursprünglichen Hypodermiszellen, deren Aufgabe, wie auch die Ocellen der Hymenopteren beweisen, nicht in erster Linie die Bildung eines durchsichtigen Mediums (Glaskörper) zwischen Linse und Retina, sondern die Absonderung der Linse selbst ist.

Die Zellen der äusseren Schicht der Augenanlage, welche mit der Hypodermis in unmittelbarem Zusammenhange bleiben und die deshalb auch als Hypodermiszellen zu bezeichnen sind, verlängern sich bedeutend und stehen sehr dicht gedrängt, wobei sie die Gestalt sehr dünner, nach aussen zu sich verjüngender Stäbe annehmen. Vermuthlich findet auch eine starke Vermehrung derselben durch Theilung statt. Ihre in das centrale Ende gerückten Kerne sind verhältniss-

[1]) Hartog Marc., De l'oeil impair des Crustacés. Compt. rend. T. 94.

mässig klein, wie es scheint etwas kleiner als die der unveränderten Hypodermiszellen. Da die central gelegenen Zellen sich mehr verlängern als die peripheren, reichen sie auch weiter nach innen und aussen als jene; somit ragt die Basis des Glaskörpers convex in die darunter liegende Retinaschicht und verursacht deren Concavität, ebenso wie seine Oberfläche sich convex über die Hypodermis vorwölbt. — Nachdem die Oberfläche der Linse gebildet ist, geht das Wachsthum derselben an allen Punkten ziemlich gleichmässig von statten, so dass sie während ihres Entstehens aussen von einer convexen, innen von einer unregelmässigen, im Ganzen aber ebenen Fläche begrenzt wird, wobei die Zellen in dem Maasse, als die Linse nach innen zu wächst, kürzer werden. Man darf deshalb wohl annehmen, dass die Zellen die Chitinmasse der Linse nicht absondern, wie eine Drüse ihr Secret, sondern dass sie dabei von vorne nach hinten eine allmähliche Umwandlung in die Chitinsubstanz erleiden[1]). In den der Linse zunächst liegenden Theilen der Matrix sind die Zellgrenzen nicht mehr sichtbar und der Zellkörper nimmt schon in grösserer Entfernung Farbstoffe nur noch in geringem Maasse

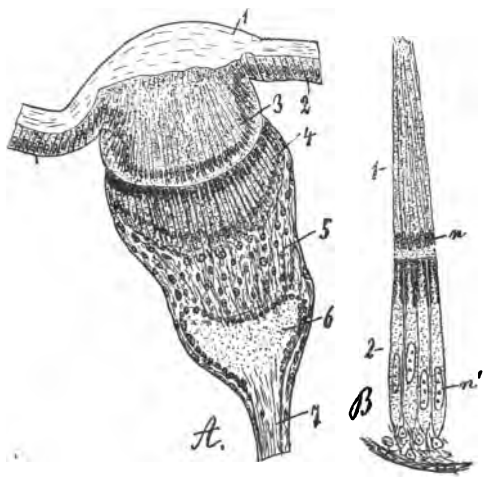


Fig. 142.
A. Senkrechter Schnitt durch ein junges Stemma von *Polistes gallica*. 1 Chitinlinse. 2 Hypodermis. 3 Linsenbildungszellen. 4 Retinazellen. 5 Nervenfasern, Bindesubstanzfasern- und Kerne. 5 halbmondförmiges Ganglion (peripheres Ganglion opticum). 7 Nervus opticus. B. Kleiner Theil eines senkrechten Schnittes durch ein junges Stemma von *Vespa* stärker vergrössert. 1 Linsenbildungszellen. 2 Retinazellen. n, n' die Kerne beider Zellformen Dicke der Hypodermis 0,031 mm, der Linse 0,052 mm, Länge der centralen Linsenzellen 0,107 mm, der Retinazellen 0,063 mm.

[1]) Hierfür spricht auch der unmittelbare Zusammenhang, in welchem bei frisch gehäuteten Krebsen jede Hypodermiszelle mit dem gerade über ihr liegenden Theile des Panzers steht, so dass sich auf Schnitten die Fasern der Zellen deutlich in den noch weichen Panzer hinein verfolgen lassen. Ich glaube auch die senkrechten Streifen des erhärteten Panzers darauf und nicht auf »Porenkanäle« zurückführen zu müssen und finde mich hierbei in vollkommener Uebereinstimmung mit Tycho Tullberg (Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Muschelschalen. Stockholm 1882 Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar Bd. 19 Nr. 3), indem ich, noch ohne Kenntniss von seinen schönen Untersuchungen, auf anderem Wege zu demselben Resultate gelangt war.

an. Beide Umstände scheinen zu beweisen, dass nicht nur das distale Ende der Zelle, sondern nahezu der ganze Zellkörper während der Linsenbildung in Thätigkeit, beziehungsweise in chemischer Umwandlung begriffen ist.

Bei den Thieren, welche lange Glaskörperzellen besitzen, endet offenbar die Linsenbildung verhältnissmässig frühzeitig, ehe die ganze Zelle verbraucht ist; in anderen Fällen, wo die ganze Zelle in Anspruch genommenwird (Hymenopteren, Phryganiden), bleibt von den Glaskörperzellen wenig mehr als die Kerne übrig. Ich möchte deshalb statt der ganz unbegründeten und oft ganz unzutreffenden Bezeichnung »Glaskörper« für diesen Theil des einlinsigen Insectenauges die Benennung »Linsenbildungszellen« oder, da das etwas lang ist, Linsenzellen oder Linsenmatrix vorschlagen.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen der oberen Zellschicht gehen solche in der unteren vor; die Zellen derselben wachsen in die Länge und Breite, die Kanonenrohrgestalt annehmend, welche sie später beibehalten, wobei ihre, bei *Vespa* sehr grossen, länglichen Kerne in die hintere (innere) Hälfte der Zellen rücken. In dem vorderen, etwas dünneren Theile der Retinazellen bildet sich das Stäbchen, und um dasselbe in der Peripherie der Zelle ein anfangs dünner, später dichterer Mantel von Pigmentkörnchen.

Schon in diesem Stadium, ehe noch die Linse vollendet ist, steht die Retina mit dem halbmondförmigen Ganglion in Verbindung, dessen Nervenfasern sich an die zugespitzten Enden der Retinazellen ansetzen.

Vergleichen wir, gestützt auf diese Thatsachen der Entwicklungsgeschichte, das einlinsige Auge der Arthropoden mit dem der Mollusken (und Nereïden), so finden wir in beiden ganz dieselben Bestandtheile, aber in etwas anderer Anordnung. In beiden Fällen enthält das Auge neben den Sinneszellen solche, welche einen mehr oder weniger harten, lichtbrechenden Körper (Gallertkörper, Cornealinse) absondern; nur stehen beide Zellformen bei den Schnecken (Cephalophoren) in einer Reihe neben einander, während sie bei den Arthropoden — ursprünglich wahrscheinlich ebenfalls neben einander — im Laufe der Entwicklung des Auges in zwei Glieder über einander zu stehen kommen. Eine von beiden Fällen etwas verschiedene Verschiebung oder vielmehr räumliche Vertheilung der Secret- und Sehzellen zeigen die Augen der Tintenfische (Cephalopoden). Hier sind die Zellen, welche die dem Gallertkörper und der Chitinlinse entsprechende Grenzmembran (Limitans) erzeugen, zum grossen Theil an der Peripherie der Retina angeordnet, zum Theil auch zwischen die Retinazellen gestellt.

Das zusammengesetzte Auge[1]) der Arthropoden, in welchem jedes Einzelauge aus einem oberen, lichtbrechenden und unteren, percipirenden Theil besteht, macht einen ähnlichen, aber wegen der Kleinheit der Zellen weniger auffallenden Entwicklungsgang durch, wie das Stemma, und entsteht wie bei den Mollusken unabhängig von dem Gehirntheil (den Ganglien) des Auges, so dass beide Theile erst nachträglich in Verbindung treten. Die Entwicklung stellt sich nach meinen an Puppen von verschiedenen Insecten (*Hyponomeuta malinella, Bombyx sp. Polistes gallica*, *Vespa* und *Ameisen*) gemachten Beobachtungen folgendermaassen dar.

Die Insectenlarven sind hänfig blind oder nur mit sehr unvollkommenen Sehwerkzeugen versehen, in vielen Fällen besitzen sie auch höher entwickelte Augen. Bei den Raupen finden sich beiderseits am Kopfe fünf bis sechs dicht beisammenliegende Einzelaugen, deren jedes aus einer Anzahl schwarz pigmentirter Zellen besteht, in welchen ein mehrtheiliger Krystallkörper eingebettet ist; mit dem Gehirn sind diese Augen durch kurze Nerven ohne Ganglien verbunden. Alle diese Sehorgane gehen nicht als Augen in das Imago über, sondern erleiden, nachdem sie von der Körperoberfläche losgelöst sind, eine Rückbildung, so dass sie schliesslich nur als kleine, pigmentirte Körperchen, dem Gehirn des Imago anliegend, überbleiben (Fig. 110, 143). In den sehr seltenen Fällen, in welchen die Larve schon ein

[1]) E. Claparède, Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1860 Bd. 10.

Weismann, Entwicklung der Dipteren. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 13, 14. Metamorphose von Corethra plumicornis. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1866 Bd. 16.

Seit dem Erscheinen dieser vortrefflichen Arbeiten haben in der Histologie mit neueren Methoden zum Theil auch neue Anschauungen Platz gefunden, welche mir ihre unmittelbare Benutzung für meine Darstellung erschwerten, so dass ich es vorzog, eine selbständige Schilderung der Entwicklung des zusammengesetzten Auges zu geben, welche aber auf jenen Untersuchungen fusst und ihre Resultate enthält.

N. Bobretzky, Entwicklung von Palaemon und Astacus. Kiew 1873 (Russisch).

Diese Untersuchung ist mir nur aus dem von Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie (übersetzt von Vetter, Jena 1881) gegebenen Auszuge bekannt. Von Wichtigkeit scheint mir darin die mit Weismann's und meinen Beobachtungen übereinstimmende Angabe, dass die ectodermale Augenanlage sich in zwei Schichten spaltet, aus deren äusserer die Krystallkegel hervorgehen, sowie dass derselbe Vorgang in dem Augenganglion stattfindet, und hier die innere Schicht — wie bei vielen Insecten — aus stäbchenförmigen Zellen besteht.

A. Dohrn, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 6. Zur Entwicklung der Panzerkrebse (Decapoda loricata). Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1870 Bd. 20.

zusammengesetztes, dem Imagoauge gleichgebautes Sehorgan besitzt (*Corethra, Libellen*), bleibt es auch bei dem Imago erhalten.

Schnitte durch den Kopf von Raupen, welche sich vor ganz kurzer Zeit verpuppt haben, zeigen dicht an dem Gehirn die noch fast unveränderten Raupenaugen, weche bei *Hyponomeuta malinella*, der Apfelmotte, so dicht beisammen stehen, dass man sie als kleines zusammengesetztes Auge betrachten könnte.

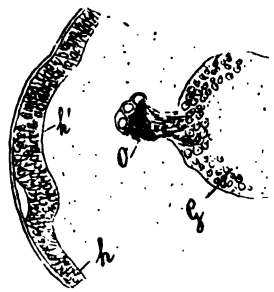


Fig. 143.
Theil eines Querschnittes durch den Kopf einer eben verpuppten Raupe von *Hyponomeuta malinella*. G Gehirn. O Ocellen der Raupe. h Hypodermis. h' Augenanlage der Puppe (des Schmetterlings).

In verhältnissmässig weitem Abstand davon liegt die neugebildete Hypodermis des Schmetterlings, und in dieser beiderseits eine verdickte Stelle, welche dadurch entstand, dass die sonst kurzen Hypodermiszellen sich verlängerten und keilförmig gegen einander verschoben, so dass man statt einer Reihe von Kernen hier zwei bis fünf oder mehr über einander zählen kann, ohne jedoch schon von ebenso viel Zellschichten sprechen zu dürfen.

Bei Thieren, deren Larven augenlos sind, beginnt der Vorgang mit der Veränderung zweier seitlich am Kopfe gelegenen Hypodermisstellen, indem diese sich sozusagen verdichten. Das heisst, ohne dass die Hypodermis hier dicker wird als in der Umgebung, entwickeln sich statt der gewöhnlichen palissadenförmigen Hypodermiszellen eine grosse Menge dicht gedrängter Zellen mit kleineren Kernen, welche sich zu cylindrischen Gruppen aneinander schliessen (vgl. Fig. 144). Meistens tritt in jedem solchen Cylinder eine Trennung in der Quere auf, so dass nur ein kürzerer, aus wenigen Zellen bestehender, vorderer Abschnitt mit der Cuticula, ein längerer hinterer Theil mit der Basalmembran in Verbindung bleibt. Ersterer enthält die Krystallzellen und die Hauptpigmentzellen, letzterer die embryonalen Retinulazellen.

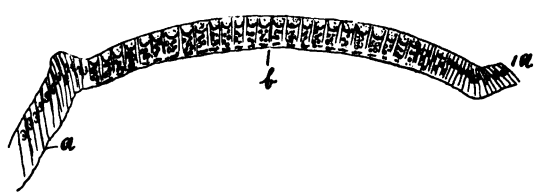


Fig. 144.
Senkrechter Schnitt durch die Augengegend einer jungen Puppe von *Polistes gallica*. a Hypodermis. b Augenanlage.

Wie die Augen verschiedener Arthropoden zeigen, kommen auch Fälle vor (Isopoden u. a. m.), in denen zwar die Krystallzellen abgespalten werden, die Retinulazellen aber, sie umfassend, von der Basalmembran bis zur Hypodermis reichen.

Diese Zellgruppen, welche bei *Vespa* und *Ameise* anfangs ziemlich weit aus einander, bei *Polistes* nahe beisammen stehen, sind durch Zellen getrennt, welche zunächst nicht an der Gruppenbildung Theil nehmen und später zu Pigmentzellen werden.

Gleichzeitig treten die embryonalen Retinulae mit dem peripheren Opticusganglion in Verbindung, indem die primären Nervenfasern, zu dieser Zeit noch verästelte Zellen oder besser kernhaltige Sprossen, von dem Gehirn aus gegen die Hypodermis wachsen und sich an diese ansetzen[1]). Zu dieser frühen Zeit besteht die Rinde der Ganglien noch aus wirklichen Zellen mit ziemlich viel Zellkörper, der erst im Laufe der Entwicklung soweit schwindet, dass scheinbar nur die freien Kerne übrig bleiben.

Auch bei den Cladoceren[2]) (*Moina*) besteht die erste Anlage des Fächerauges darin, dass die Ectodermzellen an zwei benachbarten Stellen des Kopfendes sich zunächst verlängern und dann in zwei Schichten trennen; gleichzeitig wird das Auge von einer Hautfalte, welche sich dorsal von ihm erhob, umwachsen. Indem die beiden Wände dieser Duplicatur sich mit denen einer entgegenkommenden vereinigen, wird das ursprünglich in der Körperoberfläche gelegene Auge von zwei Lamellen umschlossen, deren innere anfänglich dem Auge dicht anliegt. — Die weiteren Vorgänge bei der Entwicklung der Retinula wurden durch das auftretende Pigment verdeckt.

Während die innere Lamelle mit der äusseren (der Cornea) theils verwächst, theils sich durch Stützen verbindet, bildet sich zwischen ihr und dem Auge ein Hohlraum (Vorraum), der bei älteren Thieren von den bei den Häutungen auch hier abgestossenen Cuticulae erfüllt ist.

Diese Ueberwachsung der Cladoceren-Augen findet sich auch bei Branchiopoden mit beweglichen (rollenden) Augen, den Estheriden, aber die dorsale Falte vereinigt sich nicht mit einer entgegenkommenden, sondern es bleibt eine vorne gelegene Spalte offen, durch welche der Vorraum mit der Aussenwelt in Verbindung steht (*Estheria*, *Limnadia*,

---

[1]) Bei den Bombyciden befinden sich zwischen den Endverzweigungen des Sehnerven, dicht unter der Augenkapsel, schmale, länglich runde Körper, die sich mit Haematoxylin sehr stark färben; bei älteren Puppen sind sie in gleicher Weise vorhanden, bei jüngeren sind sie bedeutend grösser und machen ganz den Eindruck von riesenhaften, walzenförmigen Kernen, deren je einer unter einer Retinula liegt und bei ganz jungen Puppen auch von Zellkörper umgeben ist. Ueber die Bedeutung dieser Körper kann ich keine Mittheilung machen.

[2]) C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte von Moina rectirostris. Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien, 1879 Bd. 2.

Limnetis). Es ist somit bei den Estheriden ein Embryonalzustand der Cladoceren zeitlebens erhalten. Auch bei *Apus* findet eine Umwachsung des Auges mit bleibender Oeffnung statt.

Eingehendere Beobachtungen über die Entstehung des gleichfalls unter dem Epithel liegenden, aber unbeweglichen Auges der Amphipoden sind mir nicht bekannt; es wäre aber nach dem Bau des Organes bei *Phronima* nicht unmöglich, dass dasselbe hier gleichfalls durch eine darüber wachsende Hautfalte von der Körperoberfläche getrennt wird.

Die genauere Betrachtung einzelner Stadien beginne ich mit einer jungen Puppe von *Vespa*, bei welcher sich noch kein Pigment in dem

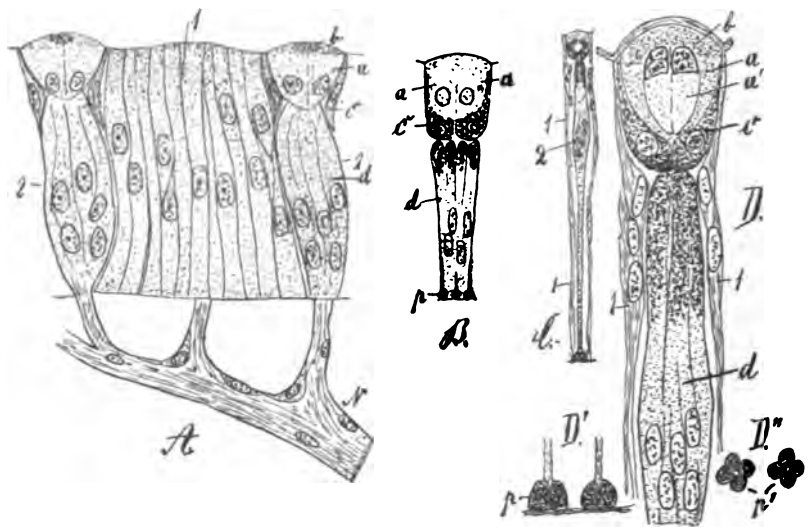


Fig. 145.

A. Theil eines senkrechten Schnittes durch die Augenanlage einer *Vespa*, vor dem Auftreten des Pigmentes. 1 Hypodermiszellen, später in Neben-Pigmentzellen umgewandelt. 2 Retinula. a Krystallzelle. a' Anlage des Krystallkegels. b Anlage der Cornealinse. c Hauptpigmentzellen. d Retinulazellen. N embryonale Nervenfasern. p Pigmentzellen. Dicke der Hypodermis 0,05 mm.

B. Einzelauge aus einer etwas älteren Augenanlage von *Polistes gallica*. Länge 0,05 mm.

C. Einzelauge von *Vespa*, noch älter, *D* Vorderende desselben, stärker vergrössert. *D'* und *D''* Längs- und Querschnitte durch die Basis einer Retinula mit den Pigmentzellen. Länge des Einzelauges 0,286 mm, der Krystallzellen mit den Pigmentzellen 0,028 mm.

Auge gebildet hatte. Die Augenanlage ist nicht dicker als die umgebende Hypodermis, mit welcher sie unmittelbar zusammenhängt, wobei eine Reihe verlängerter Zellen den Uebergang vermitteln; zwischen den Retinulagruppen stehen einzelne palissadenförmige Hypodermiszellen mit grossen cylindrischen Kernen, welche vielleicht zu den fadenförmigen Pigmentzellen und zu den Pigmentzellen II. Ordnung in der Umgebung des Kegels werden. In den Einzelaugen ist die Sonderung in Krystallzellen und Retinula schon vollzogen; die Kerne der Krystall-

zellen liegen nahe der Spitze derselben, nach aussen sind diese Zellen convex gewölbt und ein sich stärker färbender Theil scheint das schon festere Centrum der Cornealinse zu sein. Die gegenseitige Grenze der Krystallzellen ist schwach sichtbar. Die Retinula ist nicht genau walzenförmig, sondern in der Mitte etwas ausgebaucht, nach unten stark verengt, und setzt sich unmittelbar in den noch dicken, fibrillären Nerven fort. Neben den Krystallzellen, in der Furche zwischen ihnen und der Retinula, liegen zwei kurze Zellen, die späteren Hauptpigmentzellen.

In einem etwas älteren Stadium der Augenanlage von *Polistes gallica* findet auf einer Seite noch ein ganz allmählicher Uebergang unveränderter Hypodermiszellen zu den schon pigmentirten Gruppen statt. Die Hauptpigmentzellen sind pigmentirt und nähern sich ihrer definitiven Gestalt und Lage, die Retinulazellen beginnen sich an ihrem oberen Ende zu pigmentiren, und fadenförmige Pigmentzellen mit länglichem, auf der Basalmembran aufsitzenden Kern umgeben die Retinula. Die Zellen sind viel kleiner als die von *Vespa* und das Object deshalb ungünstiger.

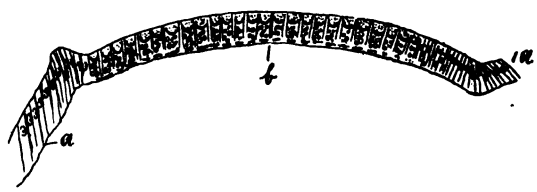


Fig. 146.
Senkrechter Schnitt durch die Augenanlage von *Polistes gallica*. a Hypodermiszellen. b Augenanlage, Dicke derselben 0,05 mm.

Mit der fortschreitenden Entwicklung nimmt die Retinula von *Vespa* und *Polistes* nicht an Dicke, aber sehr bedeutend an Länge zu, wobei die Kerne ihre relative Lage beibehalten, und der hintere Theil der Retinula zu einem dünnen Strang auswächst. Die Pigmentirung der Retinula selbst beginnt an dem vorderen Ende der Zellen, ihre Basis ist von vier kurzen Pigmentzellen umgeben (Fig. 145 D′, D″).

Die Krystallzellen vergrössern sich ebenfalls schnell und lassen einen äusseren Abschnitt oberhalb der Kerne erkennen, welcher mit der Bildung der Cornea beschäftigt ist, während unterhalb der Kerne die Bildung des Krystallkegels im Gange ist.

Die zwischen den Retinulae stehenden Hypodermiszellen haben sich entsprechend verlängert, und ihre Kerne liegen hauptsächlich in der Höhe des vorderen Retinulaendes, so dass die Lücken zwischen den Retinulae vollkommen von ihnen ausgefüllt werden. Abbildungen von späteren Stadien hinzuzufügen hielt ich nicht für nöthig, da die weitere Entwicklung des Auges sich bei dem Vergleich mit den Abbildungen der Augen erwachsener Thiere von selbst ergibt; noch im Puppenstadium wächst der Krystallkegel, bis er den ganzen Raum der

Krystallzellen erfüllt und erscheint auf dem Querschnitt deutlich aus vier Stücken zusammengesetzt. Die Retinula erreicht mit der Pigmentbildung und kleinen Gestaltänderungen das Ende ihres Wachsthums.

Während bei den Hymenopteren der Krystallkegel von Anfang an Kegelform besitzt, entsteht er bei Schmetterlingen (Bombyciden) zunächst in Form eines an beiden Enden spitzen Ellipsoides; die Hauptpigmentzellen, welche ähnliche Lage haben wie bei den Hymenopteren, färben sich erst kurz nach oder unmittelbar vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings.

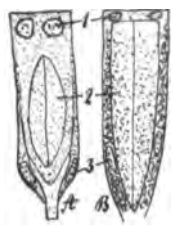


Fig. 147.
Krystallzellen, Krystallkegel (2) und Hauptpigmentzellen (3) von der Puppe (A) und dem Imago (B) einer *Bombyciden*. 1 Kerne der Krystallzellen (Semper'sche Kerne).

In der gleichen Weise, d. h. aus der Hypodermis und zwischen deren Basalmembran und Cuticula entwickeln sich die Fächeraugen der übrigen Arthropoden, während die Ganglien von dem Gehirn aus entstehen und den Augen entgegen wachsen. Mesenchymatische Elemente scheinen bei den Insecten nicht oder nur indirect (Tracheen) am Aufbau des Auges betheiligt zu sein und es liegt — für die Insecten wenigstens — kein Grund vor, die Anwesenheit der Pigmentzellen zwischen den Einzelaugen durch ein Eindringen von mesodermalen Zellen in die Augenkapsel zu erklären. Bei den einlinsigen Augen (Ocellen) der Arachniden (Scorpione) dagegen scheint nach dem Befund am erwachsenen Thiere eine derartige Einwanderung vorzukommen.

Mit dieser Art der Entwicklung stimmen auch die Dipteren in den Hauptzügen überein und Weismann's Satz, dass Krystallkörper, Nervenstab und Hüllgebilde als modificirte Hypodermis aufzufassen seien, ist durch alle späteren Beobachtungen vollkommen bestätigt.

Beziehungen zwischen den Ocellen und den Fächeraugen der Insecten.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass unter den Fächeraugen die aconen Augen als die älteren, ursprünglichen anzusehen sind, während die Entstehung des Krystallkegels eine weitere, höhere Stufe in der embryonalen und wahrscheinlich auch in der phylogenetischen Entwicklungsreihe dieser Augen bezeichnet. Wir können uns deshalb für die Vergleichung der Napfaugen und Fächeraugen bei letzteren auf die aconen Augen beschränken, da alles, was für diese gültig gefunden wird, auch für die pseudoconen und euconen Augen Geltung haben muss.

Bei der Entwicklung des zusammengesetzten fächerförmigen Auges sondern sich die Hypodermiszellen in eine äussere Schicht, welche die Cornea (die Chitinlinsen) erzeugt, und in eine innere, aus welcher die Sinneszellen hervorgehen. Zwei Schichten finden wir auch in dem einlinsigen Auge, die sich wahrscheinlich in derselben Weise geschieden haben wie bei dem viellinsigen Auge, sicher aber morphologisch diesen gleichwerthig sind. Nur die Trennung der oberen Schicht (der Matrix der Chitinlinse) und der unteren (der Retina) ist hier, wo die Linsenbildungszellen ein zusammenhängendes Epithel darstellen, viel deutlicher als dort, wo sie ihren Zusammenhang und somit den Charakter eines Epithels aufgebend sich in kleine, den Retinulae entsprechende Gruppen sondern. Es hat auch nichts Befremdendes, wenn die obere Schicht des einlinsigen Auges, ein echtes Epithel, nach Art des Arthropodenepithels eine Basalmembran entwickelt. Diese scheidet aber nicht nur, sondern verbindet die obere mit der unteren Schicht; es ist mir wenigstens kein Fall vorgekommen, wo sich in einem Präparate beide von einander losgelöst hätten. Somit scheint nichts gegen die Annahme zu sprechen, dass der sogenannte Glaskörper (die Linsenzellen) des Stemma und die Krystallzellen des Fächerauges mit ihren Producten — der Linse und der Cornea mit den Kegeln —, sowie die Retina des einen und die Summe der Retinulae des anderen Auges einander homolog seien.

Schwieriger zu beantworten als die Frage nach der Gleichwerthigkeit der Theile dieser Augen ist die nach dem Zusammenhange der beiden Augenformen. In erster Linie liegt auch kein Grund vor, der uns nöthigt anzunehmen, dass ein solcher vorhanden sei; im Gegentheil, Beispiele, wie sie uns bei den Copepoden, Phyllopoden und Insecten zahlreich begegnen, beweisen, dass sich zwei verschiedene Augenformen unabhängig von einander bei demselben Thiere entwickeln können. Da aber die Möglichkeit eines directen Ueberganges gerade zwischen den einlinsigen und viellinsigen Augen der Insecten vorhanden scheint, wollen wir prüfen, was sich zu ihren Gunsten sagen lässt. Vor allem ist die Ansicht Grenachers beachtenswerth, welcher ein einlinsiges Urauge voraussetzt, das nur aus einer Gruppe von wenigen Zellen, einer Retinula entsprechend, bestehe und nun annimmt, dass daraus durch Vermehrung der Einzelelemente (der Zellen) des Urauges das einlinsige Stemma, durch Vermehrung der Uraugen aber das viellinsige (fächerförmige) Auge entstehe.

Es sind namentlich die Augen vieler Myriapoden, welche der Aufstellung dieser Hypothese günstig sind, wo neben Formen, deren isolirte, aus nur wenigen Zellen zusammengesetzte Augen ganz

dicht neben einander liegen, sich andere finden, welche in Beziehung auf die gegenseitige Lage der Einzelaugen und die Verminderung der Zellen in denselben die grösste Aehnlichkeit mit den fächerförmigen Arthropodenaugen haben.

Doch ist Grenacher's Hypothese nicht allgemein anwendbar, sondern erfährt einen Widerspruch durch die Mittelaugen der Scorpione, deren Retina, wie Graber entdeckte und Ray Lankester näher untersuchte, in Retinulae zerfällt, während die Linsenbildungszellen ein zusammenhängendes Epithel bilden und dem entsprechend nur eine Linse vorhanden ist. Darauf gründet Lankester seine Ansicht, die Entwicklung des viellinsigen Auges aus dem einlinsigen gehe vor sich durch den Zerfall der Elemente eines einlinsigen Auges in Gruppen von Zellen, in Retinulae und Ommateums; in dem Scorpionauge würde dieser Uebergang also gerade jetzt stattfinden.

Dass in diesem Auge Bestandtheile des einlinsigen Auges (eine Linse und zusammenhängende Linsenepithelschicht) mit solchen des zusammengesetzten Auges verbunden sind, ist sicher. Aber geht daraus hervor, dass wir es hier mit einer Uebergangsform von ersterem zu letzterem zu thun haben? Ich glaube kaum. Es scheint mir zweifellos, dass das Scorpionauge als Sehorgan weniger leistet als z. B. das einlinsige Wespen- oder Spinnenauge, aber ich halte diesen Umstand nicht für genügend, weder um es zu einem »Uebergangsorgan« zu stempeln, noch um ihn dagegen anzuführen. Doch angenommen, es sei ein solches — wie stellen wir uns die weitere Entwicklung zum viellinsigen Auge vor? Es theilt sich der Glaskörper in Zellgruppen, die den Retinulae entsprechen, und über jedem Ommateum erhebt sich folglich eine Cornealinse; so erhalten wir ein Auge, das aus einer Anzahl von Einzelaugen besteht, deren nach aussen verlängerte Sehachsen sich in einem nicht weit vor dem Auge gelegenen Punkte schneiden — also gerade das Gegentheil des zusammengesetzten Arthropodenauges.

Keine der beiden Hypothesen berücksichtigt wirkliche Vorgänge der embryonalen Entwicklung und ich glaube, dass wir bei dem durch diese bedingten, so durchaus verschiedenen Bau beider Augenformen uns weder der einen noch der anderen vollkommen anschliessen dürfen, sondern zunächst noch folgende Arten von Arthropodenaugen unterscheiden müssen: Sehorgane ohne lichtbrechende Körper (Copepoden zum Theil, Larven) und solche mit lichtbrechenden Körpern; letztere sind entweder 1) einschichtig, d. h., die unveränderten Epithelzellen und die Sehzellen liegen in einer Schicht neben einander — einschichtige einlinsige Augen (Schwimmkäferlarven, Chilognathen, *Scorpion* Seitenaugen, *Limulus* Seitenaugen), oder 2) zweischichtig, (einlinsig und

viellinsig zweischichtige Augen, Stemma und fächerförmiges Auge). Die zweischichtigen Augen würden sich je nach der Embryonalanlage in zwei divergente Gruppen spalten.

1. Das Auge entsteht als eine linsenförmige Verdickung der Hypodermis, aus welcher die spätere Becherform (Napfform) des Organs abzuleiten ist. Die Retina ist gleichartig (non retinulate, epithelartig) oder zerfällt in Retinulae (retinulate, gruppirt) — einlinsiges zweischichtiges Auge (Stemma).

2. Die Augenanlage wird von zwei concentrischen Flächen begrenzt, die Hypodermiszellen sondern sich zugleich mit der Trennung in zwei Schichten in mehr oder weniger cylindrische Gruppen, aus denen die Einzelaugen (Ommateum) hervorgehen — viellinsiges zweischichtiges Auge (Facetten oder Fächerauge).

Es sind also nach meiner Auffassung das Napfauge und das Fächerauge der Arthropoden Organe, welche sich zwar aus gleichen Bestandtheilen in ähnlicher Weise anlegen (durch Spaltung der Hypodermis in zwei Schichten), in ihrer weiteren Entwicklung aber nach zwei entgegengesetzten Richtungen aus einander gehen.

Wie wir sahen, erzeugt in den Fächeraugen die zu einer Retinula gehörige Gruppe von Hypodermiszellen (Krystallzellen, Vitrella) nicht nur die Cornea, sondern häufig auch noch einen lichtbrechenden Körper, den Krystallkegel, und ist auch in letzterem Falle wenigstens in ihren Resten immer noch deutlich nachweisbar. Bei einer auch sonst sehr eigenartigen Familie der Myriapoden, *Scutigera*, ist das Auge zwar dem Fächerauge sehr ähnlich, aber eben diese typische Krystallzellenschicht ist darin nicht sichtbar, so dass trotz der Uebereinstimmung in anderen Merkmalen die Augen von *Scutigera* nicht mit dem fächerförmigen Auge der Insecten und Crustaceen vereinigt werden dürfen, sondern diesen noch als besondere Gruppe an die Seite zu stellen sind.

Die Napfaugen einiger Myriapoden (*Julus*, *Lithobius*) und des *Limulus* (Seitenauge) sind, ohne ihren Charakter als Einzelaugen (die jedem Auge zukommende Kapsel und die Innervirung durch vereinzelte Nervenstränge) aufzugeben, so dicht gestellt, dass sie im Ganzen den Eindruck eines, mit einer gemeinsamen Cornea versehenen Organes machen. Für diese könnte man vielleicht im Gegensatz zu den mehr isolirten Ocellen der übrigen Arthropoden die Bezeichnung »gehäufte Augen« beibehalten, ohne damit einen neuen Typus neben dem Napf- und dem Fächerauge aufstellen zu wollen.

Das Sehen.

Es scheint mir überflüssig, hier des Näheren auf den Sehvorgang bei dem Menschen einzugehen. Es ist allbekannt, dass durch die Linse ein sehr kleines Bild der äusseren Gegenstände entworfen und in der entsprechenden Entfernung von der Retina, beziehungsweise den Enden der Sinneszellen aufgefangen wird. Um einen Gegenstand scharf zu sehen ist es nöthig, das Auge demselben so zuzuwenden, dass das Bild auf der in der optischen Achse liegenden Fovea centralis entworfen wird. An den übrigen Theilen der Netzhaut ist die Empfindung keine so feine und mit den peripheren Stellen sehen wir nicht mehr, sondern nehmen nur Bewegungen wahr. Der Sehpurpur, welcher vielen Thieren fehlt und, wo er vorhanden, nur die Stäbchen färbt, scheint zu dem Sehen selbst in keiner directen Beziehung zu stehen.

Schon bei den Wirbelthieren der höheren, noch mehr aber bei denen der niederen Klassen scheint das Sehen weniger in genauer Empfindung und Beobachtung als in dem Erkennen von Bewegungen zu bestehen. Jeder Jäger und Angler hat Gelegenheit, reiche Erfahrungen in dieser Beziehung zu machen, die für die niederen Wirbelthiere das Terrarium gewährt. Der bewegungslose Wurm ist so sicher vor dem Fisch und Salamander, wie die stillsitzende Fliege vor dem Laubfrosch, sie werden erst bemerkt, wenn sie eine Bewegung machen; auch der beste Hund erkennt seinen Herrn nicht etwa an dessen Gesicht, sondern an der Stimme und am Geruch.

Die wirbellosen Thiere, deren Sehwerkzeuge namentlich in dem dioptrischen Theil so sehr viel einfacher gebaut sind als die der Wirbelthiere sind vermuthlich in noch höherem Grade als diese auf die zweite Form des Sehens, das Erkennen von Bewegungen, beschränkt. Doch wird hier wie dort dieser Mangel durch grössere Feinheit der Geruchsempfindung zum Theil ausgeglichen werden.

Unter den Mollusken fanden wir bei den Gastropoden grubenförmige Sehorgane ohne lichtbrechenden Körper (Patella), in welchen

---

Schmidt Oscar, Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1878 Bd. 30 Suppl.

Grenacher, Die Sehorgane der Arthropoden. Göttingen 1879.

Sigmund Exner, Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften in Wien Juli 1875 Bd. 72 Abth. 3.

Notthaft Jul., Ueber die Gesichtswahrnehmungen mittelst des Facettenauges. Abhandlungen der Senkenberg. Naturforschenden Gesellschaft 1881 Bd. 12.

Exner, Die Frage von der Functionsweise des Facettenauges. Biolog. Centralblatt 1881—82 Bd. 1.

die Entstehung von Bildern ausgeschlossen ist; diese Thiere sind vermuthlich auf die Empfindung von hell und dunkel und die Wahrnehmung grober Bewegungen beschränkt. Aber auch in den höher entwickelten Schneckenaugen (*Tritonium*, *Helix*) dürfte sich das Sehen nicht sehr viel anders gestalten; *Helix* selbst bietet jedem Beobachter die deutlichsten Beispiele ihrer Schwachsichtigkeit durch die Leichtigkeit, mit der man sie veranlassen kann, sich empfindlich mit dem Tentakelknopfe, in welchem das Auge liegt, anzustossen, wenn man demselben einen Gegenstand langsam nähert oder ruhig entgegenhält. Ein schärferes Sehvermögen besitzen einzelne Schnecken (*Cyclostoma*, *Paludina*), und die Heteropoden, deren Gallertkörper in einen kugeligen und härteren äusseren und einen weicheren inneren Theil zerfällt. Diese nehmen Bewegungen viel deutlicher und auf weitere Entfernungen wahr. In noch höherem Grade wird das bei den pelagischen Raubwürmern, den Alciopiden und bei den Cephalopoden der Fall sein, deren kugelige Linse weit von der Retina absteht.

In dem Napfauge der Insecten hat die Retina dieselbe Gestalt wie bei den Gastropoden, aber die Ocellen scheinen vor den Organen jener Thiere durch den Besitz einer festeren Linse von bestimmter Form ausgezeichnet zu sein, welche wohl geeignet ist, scharfe Bilder auf der Grenze von Linsenzellen und Retina zu entwerfen. Mit wenigen Ausnahmen sind die Ocellen aber sehr klein und zwischen Haaren und Borsten so versteckt, dass ihnen als Sehwerkzeugen kaum eine grosse Bedeutung beigelegt werden kann.

Da sich nur bei einigen weniger hochstehenden Insecten (*Poduriden*, *Aptera parasitica*, *Puliciden*) allein Ocellen finden, bei fast allen anderen kleine Ocellen zwischen grossen Fächeraugen, so könnte man wohl in letzterem Falle die Napfaugen mit Hinsicht auf ihre durch verschiedene Umstände verringerte Leistungsfähigkeit als rudimentäre Organe bezeichnen.

In den grossen und zahlreichen einlinsigen Augen der Arachniden und Myriapoden dagegen dürfen wir einen höher entwickelten Sehapparat erkennen, wenn auch in vielen Fällen die Bedeutung desselben durch das versteckte, lichtlose Leben der Thiere oder den anatomischen Bau der Retina geschmälert wird.

Während in dem Napfauge durch die Linse ein Retinabild auf den percipirenden Organen entworfen werden kann, ist dies bei den Fächeraugen nicht der Fall. Hier kommt allerdings — d. h. wenn die Cornea in Cornealinsen getheilt ist — durch diese je ein Bildchen zu Stande, welches an einer isolirten Cornea leicht zu beobachten ist. Solange aber die Bestandtheile eines Einzelauges sich in ihrer

natürlichen Verbindung befinden, wird das Auftreten des Corneabildes durch den Krystallkegel gestört. Denn das Bild käme durch den Einfluss desselben je nach seiner Grösse entweder erst weit hinter dem Kegel und dem Auge selbst zur Entstehung oder innerhalb des Kegels zu liegen. Aber auch wenn es in der Spitze des Kegels, an der Grenze von diesem und dem Rhabdom oder an irgend einer Stelle des letzteren aufgefangen werden könnte, so ist doch seine Wahrnehmung unmöglich gemacht, denn der Kegel läuft häufig in eine ganz feine Spitze aus und ist von Pigment umgeben, welches jeden austretenden Lichtstrahl verschluckt; es fehlte somit hier eine Flächenausdehnung von genügender Grösse, um das ganze Bild aufzunehmen. Das gleiche muss von dem Rhabdom gelten, welches in Pigment eingehüllt und häufig noch durch ein langes, sehr dünnes, fadenförmiges Zwischenstück mit dem Kegel verbunden ist. Nehmen wir aber an, das Corneabildchen projicire sich auf dem Rhabdom — was wäre die Folge? Keine andere, als dass die zugehörigen Retinulazellen einen Lichtreiz empfänden, da ein Bild nicht von einem einzigen percipirenden Elemente aufgefasst werden kann, sondern zu seiner Wahrnehmung eine Anzahl von einander isolirter Elemente erforderlich sind.

In sehr vielen Fällen bedarf es aber dieser ganzen Beweisführung gar nicht, denn bei den Crustaceen ist sehr häufig die Cornea eben, nicht in einzelne Linsen gewölbt, so dass ein Corneabildchen überhaupt nicht entstehen könnte. — Wenn nun auch das einzelne Ommatidium kein Bild sieht, so werden doch die in und nahe der Achse des Kegels auffallenden Strahlen dem Rhabdom zugeleitet werden und die sämmtlichen Retinulazellen des Einzelauges eine gemeinsame Erregung oder einen homogenen Lichteindruck erfahren. Dadurch wird aber die ganze aus 4—8 Zellen bestehende Retinula physiologisch einer Sehzelle des Schnecken- oder Wirbelthierauges gleichwerthig.

Wäre die Zahl der nach einer Gegend gerichteten Einzelaugen sehr gross, so würde ein nahe gelegener Gegenstand durch die bedeutende Menge der Stellen, an welchen seine Ränder sich mit denselben decken, dem Thiere als ein ziemlich scharf umrandeter Schattenriss (Silhouette) erscheinen. Wie viel von Einzelheiten des Gegenstandes zur Wahrnehmung gelangen würde, lässt sich kaum vermuthen; ich glaube, dass man diesen Punkt vernachlässigen kann, ohne einen Fehler zu begehen.

In Wirklichkeit aber sind auch in Augen mit vielen Tausenden von Ommatidien dieselben so radiär gestellt, ihr Gesichtswinkel so gross, dass obige Annahme nur für den Fall sehr dicht gedrängter Einzelaugen und kurzer Sehweite gelten kann. In dem Maasse als die Zahl der

Einzelaugen sich vermindert oder die Entfernung des Gegenstandes wächst, muss der Umriss des letzteren, durch weniger Punkte bestimmt, an Schärfe verlieren. Und Thiere, deren Augen ein sehr grosses Sehfeld mit einer sehr geringen Anzahl von Einzelaugen bestreichen, wie *Daphnia* oder *Gammarus*, werden auch von nahen Gegenständen nur sehr ungenaue Umrisse sehen können.

In der organisirten Natur kommen mathematisch regelmässige Körper bekanntlich nicht vor. So sind auch die festeren Krystallkegel häufig etwas gekrümmt; in verschiedenen Fällen sind die Verbiegungen derselben aber so stark, dass kein Strahl, auch nicht der Achsenstrahl, ungebrochen bis zu dem Rhabdome gelangt. Derartige Kegel finden sich bei Crustaceen, und zwar hauptsächlich bei den Amphipoden, aber auch bei Decapoden und Insecten. Bei *Gammarus* sind sie einfach unregelmässig, zwischen Ei- und Kugelform schwankend, mehr oder weniger ausgebaucht. Die Krystallkegel der Hyperiden (*Hyperia, Phronima*) dagegen zeigen in ihren Krümmungen und Abweichungen von der mathematischen Form eine solche Regelmässigkeit in der Unregelmässigkeit, dass für dieselbe ein bestimmter Grund vorhanden sein muss (Fig. 125). Die Cornea bildet bei diesen Formen keine Linsen, ist sehr dünn und wenig gewölbt, die Kegel dagegen besitzen in ihren äusseren Enden eine grosse, kugelige Anschwellung, welche als Sammellinse wirken kann. Bei den in der Mitte des Auges stehenden Kegeln fällt nun die Achse dieser Linse mit der des Kegels zusammen, während in den nach dem Rande zu gelegenen Kegeln beide Achsen einen Winkel bilden, so dass der kugelige (linsenförmige) Theil nach der Peripherie zu geneigt ist.

Durch diese Einrichtung scheint mir eine bedeutende Vergrösserung des Sehfeldes dieser flachen Augen erreicht, wie sie in anderen Fällen nur durch eine starke Vorwölbung der Cornea über die Oberfläche des Kopfes zu Stande kommt. Die durch die Kugellinse in dem Kegel dicht hinter der Linse vereinigten Strahlen treten nicht aus dem stark lichtbrechenden, starren Kegel aus, sondern gelangen trotz der Krümmungen desselben durch Reflexion von der Kegelwand wenigstens zum Theil bis an sein centrales Ende über dem Rhabdom. Auf diese Weise sehen diese Thiere allerdings keine Bilder, wohl aber ist ihr Auge geeignet zur Orientirung im Raume und zur Wahrnehmung von Bewegungen in weitem Umkreise.

Und das letztere ist wohl bei allen Arthropoden die hauptsächlichste Leistung des Sehorganes. Das Auge derselben, welches unfähig ist, das deutliche Bild eines nicht sehr nahen Gegenstandes wiederzugeben, ja, wenn es nur aus wenigen Ommatidien besteht, dem Thiere

nicht einmal genauere Auskunft über den Umriss solcher Körper geben kann, scheint gerade befähigt, Bewegungen auf weite Entfernung sehr scharf aufzufassen. Das ist wohl der Hauptunterschied des Camera-obscura-Auges der Wirbelthiere und des Fächerauges der Arthropoden, bedingt durch die Gestalt beider Organe. Denn das Bild, welches von beiden Augen wahrgenommen wird, ist in beiden Fällen ein Mosaikbild, ungemein fein und deutlich bei dem Menschen, ziemlich grob schon bei dem *Axolotl*, sehr grob in den Umrissen und in schon geringer Entfernung verschwommen bei den Arthropoden. In dem Unterscheiden der Gegenstände, an Sehschärfe also, steht das Auge dieser Thiere dem des Menschen bedeutend nach. Dagegen ist das Fächerauge viel geeigneter zu dem Wahrnehmen von Bewegungen. Denn auf der Retina der Wirbelthiere werden nur immer die sehr wenigen Stäbchen, auf welche gerade das Bild eines Punktes fällt, erregt, bei dem nach aussen vorgewölbten Auge der Insecten dagegen werden die von einem Punkte ausgehenden Lichtstrahlen in eine ganze Gruppe von Facetten eindringen, aber in verschiedener Menge. Das Einzelauge, in dessen Achse der leuchtende Punkt liegt, wird am meisten, die benachbarten Ommatidien mit wachsender Entfernung von diesem Centrum immer weniger gereizt werden. Bei einer Bewegung des Punktes ändert sich die Erregung dann in allen, von den Lichtstrahlen getroffenen Einzelaugen, in der einen Hälfte wachsend, in der anderen abnehmend. Mit anderen Worten, das Wirbelthierauge hat von einem leuchtenden Punkte auch nur den Eindruck eines Punktes, und wenn er sich schnell bewegt, den einer Linie, das Fächerauge aber den einer Fläche, deren Helligkeit von dem Centrum nach dem Rande zu abnimmt.

Die Farbenempfindung.

Unabhängig von dem Sehvermögen ist die Farbenempfindung[1]), aber es ist nicht minder schwierig, etwas Bestimmtes darüber auszusagen. In keinem Falle sind wir berechtigt, einem Thiere dasselbe Sehvermögen oder die gleiche Farbenempfindung zuzuschreiben, wie wir sie besitzen, wenn der dioptrische Apparat oder die Retina anders

[1]) Bert P., Archives de Physiologie 1869 t. 2.

Sir J. Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. Bd. 57 der Internationalen wissenschaftl. Bibliothek. Brockhaus, Leipzig 1882.

On the sense of Colour among some of the Lower Animals. Journ. Linnean Society. Zoology. 1881 vol. 16.

Graber Vitus, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Leipzig 1884.

gebaut sind als bei uns. Aber auch über die Art der Empfindung können wir uns kein Urtheil erlauben, solange uns der Antheil, welchen die einzelnen Bestandtheile der Retina und der Retinaganglien an dem Entstehen derselben haben, völlig unbekannt ist. Es handelt sich also zunächst nicht darum, zu untersuchen, ob die Thiere dieselben Farben wahrnehmen wie wir, sondern ob sie überhaupt durch Licht von verschiedener Wellenlänge, d. h. durch Farben, in verschiedener Weise erregt werden. Die Art der Fragestellung ist dabei, so fein sie auch für einen Versuch ausgedacht sein mag, eine sehr rohe; denn in den meisten Fällen werden die Thiere in anormale Verhältnisse gebracht, ihr Benehmen unter diesen Umständen beobachtet und daraus Schlüsse auf die Intensität und Richtung ihrer Empfindungen gezogen. Nur Beobachtungen wie sie Lubbock an *Bienen* anstellte, können in diesem Sinne als reine Versuche gelten, da sie sich mit Thieren im Freien und in normaler Beleuchtung beschäftigten. In allen anderen Fällen werden die Thiere in die Lage versetzt, dass sie bei ihrem Aufenthalte zwischen dem Tageslicht und verschiedenen Farben oder allein unter letzteren wählen müssen, so dass man aus ihrem Benehmen schliessen kann, ob sie nur Unterschiede in der Stärke oder auch in der Wellenlänge des Lichtes empfinden und ob sie unter den gegebenen Verhältnissen bestimmte Farben anderen oder dem Tageslichte gegenüber vorziehen.

Beide Formen der Versuche haben mit vollkommener Gewissheit ergeben, dass die Thiere nicht nur Licht von verschiedener Wellenlänge unterscheiden, sondern auch unter bestimmten Umständen eine Farbe der anderen vorziehen. Ferner, dass dieselbe Farbe nicht auf alle Thiere die gleiche Wirkung äussert, sondern von dem einen gesucht, von dem anderen gemieden wird, wobei im Allgemeinen die lichtliebenden Thiere der blauen, die lichtscheuen der rothen Farbe den Vorzug zu geben scheinen. Wichtiger aber als diese Beobachtungen dürfte die zuerst von Lubbock gemachte und von Graber bestätigte Entdeckung sein, dass die Thiere, und zwar zum Theil in hohem Grade, durch die uns unsichtbaren ultravioletten Strahlen erregt werden, diese also nach unseren Begriffen als eine Farbe empfinden müssten. Während so einerseits bei den Thieren ein Unterscheidungsvermögen verschiedenfarbigen Lichtes nachgewiesen ist, wird man gleichzeitig zuzugeben haben, dass ihnen dabei die Welt in anderen Farben erscheint als uns.

Erst hier am Schlusse kann ich mich einigen Fragen zuwenden, deren Besprechung vorher nicht im Zusammenhange möglich war:

I. Gibt es einen wichtigen Bestandtheil in den Sehorganen der Thiere, welcher sich durch alle Klassen verfolgen lässt?

II. Können wir bestimmte Typen der Sehorgane unterscheiden und entspricht die Begrenzung derselben den Hauptgruppen, die Modificationen dieser Typen den Unterabtheilungen unseres Systems?

III. Ist es gestattet, aus dem Bau der Augen auf die systematische Stellung und Verwandtschaft der Thiere zu schliessen?

I. Die grosse Mehrzahl der Beobachtungen spricht dafür, dass ein wichtiger Bestandtheil des Auges sich mit verhältnissmässig geringen Abänderungen durch die ganze Thierreihe verfolgen lässt; es ist das die Sehzelle, aus welcher sich der percipirende Theil des Sehorganes, die Retina, zusammensetzt. Mit Grenacher finde ich die Retina aller bis jetzt daraufhin untersuchten Thiere einschichtig, d. h. gebildet von einer Lage neben einander gestellter Sinneszellen, welche aus dem Ectoderm entstanden sind. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass in ihrem distalen Ende oder an der Seite der Zelle ein stark lichtbrechendes Körperchen liegt, das Stäbchen, und dass an ihr centrales Ende eine deutliche Nervenfaser, aus dem Ganglion opticum kommend, antritt.

Diese Stäbchenzellen sind entweder selbst pigmentirt oder das Pigment ist in gleichfalls epithelialen Zellen enthalten, welche bei vielen Wirbellosen zwischen den Sinneszellen stehen, bei den Wirbelthieren über denselben liegen, so dass nur die Stäbchen von den Fortsätzen der Pigmentzellen umhüllt werden. Die Limitanszellen in der Retina der Cephalopoden entsprechen vermuthlich den Stützzellen der Gastropoden, und ihr Secret, die Membrana limitans, würde dann dem Gallertkörper in dem Auge dieser Thiere homolog sein.

Wie die Stützzellen bei den Mollusken in verschiedener Anordnung zwischen den Sinneszellen stehen und die einzelne Sehzelle umringen, so werden bei den Arthropoden ganze Gruppen von Sinneszellen (Retinulae) von Pigmentzellen umgeben.

Diese Trennung der Sinneszellen von einander und die Umhüllung derselben mit Pigment dient wahrscheinlich dazu, die Wahrnehmung zu einer feineren und schärferen zu machen, indem durch die Isolirung der Sinneszellen die Uebertragung des Reizes von einer Zelle auf die benachbarten vermieden und durch die Abhaltung des Seitenlichtes die Orientirung ermöglicht und erleichtert wird, da jede Zelle oder

Zellgruppe nur von dem auf ihr distales Ende auffallenden Lichtstrahl erregt werden kann. Auf wie verschiedene Weise diese Isolirung und Sicherung gegen störendes Licht stattfinden kann, davon geben die vorstehenden Abbildungen zahlreiche Proben.

Die Isolirung der Sinneszellen durch Stützzellen ist übrigens keine besonders dem Sehorgane eigenthümliche Einrichtung, sondern findet sich in allen aus dem Ektoderm entstandenen Sinnesorganen, mit einziger Ausnahme der freistehenden Sinneshügel bei Fischen und Amphibien.

II. Je nach der, durch die embryonale Anlage des Auges bedingten Anordnung der Sehzellen kann man zunächst zwei Haupttypen der Sehorgane unterscheiden. In dem einen liegen die durch eine Einstülpung des Epithels entstandenen Augen unter die Körperoberfläche eingesenkt, und die Retina bildet die Wand einer Hohlkugel, auf welcher die durch eine kleine Oeffnung oder durchsichtige Stelle des Epithels einfallenden Lichtstrahlen ein Bild der äusseren Gegenstände entwerfen können. Es sind das die nach dem Princip der Camera obscura gebauten Augen. Die Sehzellen stehen hier bei den niederen Thieren immer convergent zu der Körperoberfläche oder der Stelle, von wo aus sich das Auge entwickelt hat, bei den Wirbelthieren wenigstens so lange, als sich das Auge auf einer dem Gastropodenauge entsprechenden, embryonalen Stufe befindet.

Der andere Typus umfasst diejenigen Sehorgane, deren erste Anlage nicht in einer Einstülpung, sondern in der Verdickung einer Stelle des Epithels, hervorgerufen durch Verlängerung der Zellen, besteht. Diese Augen ragen gewölbt nach aussen hervor, und ihre Sehzellen divergiren gegen die Köperoberfläche zu wie die Stäbe eines Fächers; sie wurden deshalb von mir als Fächeraugen bezeichnet.

Eine Gruppe von Sehorganen, welche von den einlinsigen, zweischichtigen Arthropodenaugen (Stemma) gebildet wird, wäre nach dem Bau des fertigen Auges unbedingt dem Camera-obscura-Typus anzufügen; aber die wahrscheinlich ganz andere Art der Embryonalanlage dieser Augen lässt es kaum als zweifelhaft erscheinen, dass dieselben einen eigenen (dritten) Typus vertreten.

In ihrer Vertheilung im Thierreiche decken sich diese zwei, beziehungsweise drei Typen derart mit grösseren Thiergruppen, dass alle Klassen der Wirbelthiere, und von den Wirbellosen die Gastropoden, Heteropoden und Cephalopoden ausschliesslich Augen nach dem Camera-obscura-Typus besitzen. Vereinzelt finden sich solche auch bei marinen Borstenwürmern.

Das einlinsige, zweischichtige Stemma scheint auf einzelne Klassen der Arthropoden, die Myriapoden, Arachniden und Insecten beschränkt zu sein.

Das Fächerauge finden wir bei den höheren Insecten und unter den Crustaceen bei den Podophthalmen, Stomatopoden, Amphipoden, Branchiopoden und den Copepoden zum Theil.

Eine besondere Modification stellt das Auge der Isopoden dar.

Ausser diesen Haupttypen trifft man bei niederen Thieren zahlreiche Formen von Sehorganen, welche, auch unter einander abweichend, sich keinem derselben einreihen lassen. Eine grössere Verbreitung besitzt von diesen nur eine Art, das als x-förmiger Pigmentfleck bekannte Sehorgan, welches durch Zusammenrücken mehrerer sehr einfacher Augen entsteht, die bei Strudelwürmern, Egeln und niederen Crustaceen in dem Princip ihres Baues übereinzustimmen scheinen.

Lichtempfindungsorgane einfachster Art schliesslich — Lichtsinneszellen in dem Epithel der Körperoberfläche und Sehgruben — sind weit verbreitet, und wir kennen solche von Lamellibranchiern und Gastropoden, Coelenteraten, Echinodermen, Würmern und Arthropoden.

Gewisse Eigenthümlichkeiten in dem Bau der Retina wiederholen sich bei ganz entfernt stehenden Klassen und Ordnungen.

So finden wir eine horizontale Lage der Sehzellen nicht nur bei den Myriapoden, sondern auch bei Echinodermen, eine Verschmelzung der Stäbchen benachbarter Zellen — Rhabdombildung — bei Cephalopoden und Arthropoden; und wie bei den Cephalopoden bleibt auch bei einigen Familien der Arthropoden, den Scorpionen und Amphipoden, der centrale, kernhaltige Theil der Sehzellen einer Retinula isolirt und selbständig.

Es entspricht also in einzelnen Fällen die Verbreitung eines Typus grösseren Gruppen des Systems, während im Allgemeinen eine solche Beziehung nicht vorhanden ist.

Es ist nun schwer zu sagen, ob einer oder der andere der genannten Typen als der höhere zu betrachten sei, da wir nur die Leistung unseres Auges kennen und die Ausbildung des optischen Apparates auf dieselbe vom grössten Einflusse ist. In Bezug auf die Schärfe des Sehens wird wohl das Camera-obscura-Auge in seiner höchsten Entwicklung bei den Wirbelthieren unübertroffen dastehen, während das Fächerauge der Insecten dieses hierin nicht erreicht, dagegen wahrscheinlich nach einer anderen Richtung hin einen hohen Grad von Vollkommenheit erlangt. Wir kennen ja noch nicht die Bedeutung und Wirkung des unter die Retina eingeschalteten Ganglienapparates in dem Wirbelthierauge, und finden ihn zu unserem Erstaunen bei den

Säugethieren und Vögeln einfacher gebaut als bei vielen niederen Vertebraten; ebenso wenig können wir bis jetzt die Wirkung der so mannigfach gebildeten Retinaganglien der Arthropoden beurtheilen. Dagegen ist in beiden Fällen ein Zusammenhang zwischen dem Bau der Retina und dem des Retinaganglion erkennbar, indem bei den Wirbelthieren der epithelartigen Anordnung der Sehzellen eine gleichmässige Ausbreitung des Ganglion, bei den Arthropoden der Gruppirung der Sinneszellen eine ähnliche Gliederung des Retinaganglion entspricht. So fehlen uns hier noch die genügende Anzahl der Punkte zur Vergleichung, und wir können es z. B. bis jetzt nur als merkwürdig bezeichnen, wenn wir finden, dass die bei den Arthropoden ganz regelmässig vorhandene Kreuzung der Sehnervenfasern unmittelbar vor dem Eintritte derselben in das Retinaganglion den Mollusken fehlt, aber bei einzelnen Wirbelthieren (*Petromyzon*, *Taube*, *Huhn*) vorkommt.

Das Sehroth der Wirbelthiere und die röthliche Farbe der Stäbchen bei Cephalopoden und Arthropoden stehen in keiner Beziehung zu einander, sondern sind von wesentlich verschiedener Art; auch die Stäbchen selbst sind in beiden Fällen von verschiedener physikalischer Beschaffenheit; es herrscht aber zwischen dem Verhalten der Stäbchen und dem des Sehrothes ein gewisses Verhältniss. Bei den Wirbelthieren sind die Stäbchen sehr zart und vergänglich, durch Reagentien leicht zerstörbar und der Sehpurpur verblasst sehr schnell am Lichte; die Stäbchen der Arthropoden und Cephalopoden dagegen sind die widerstandsfähigsten Theile der Sehzellen, und ihre röthliche Färbung ist viel beständiger, auch an der beleuchteten, isolirten Retina längere Zeit dauernd. Bei *Pecten* ist ebenfalls eine bald verbleichende Farbe der Stäbchenschicht mit wenig widerstandsfähigen Stäbchen verbunden.

Die höherere Ausbildung des optischen Apparates wird auch in manchen Fällen durch den eigenthümlichen Bau der Sehzellenschicht wieder ausgeglichen oder sogar abgeschwächt. So ist bei den Cephalopoden eine Wahrnehmung des mit Hilfe von Linse und Iris entworfenen Retinabildes dadurch anscheinend unmöglich gemacht, dass die erregbaren Elemente nicht genügend isolirt sind, sondern in directem Zusammenhange unter einander stehen, so dass die Erregung eines Punktes sich auf eine ganze Anzahl von Rhabdomen und Sehzellen fortpflanzen muss. Und bei den *Scorpionen* tritt durch die Retinulabildung eine solche Verminderung der percipirenden Elemente ein, dass sie der scharfen Wahrnehmung des von der Linse entworfenen Bildes sehr hinderlich sein muss.

Eine merkwürdige Erscheinung zeigt sich während der Entwicklung verschiedener wirbelloser Thiere, die im erwachsenen Zustand ein

sesshaftes Leben führen, als Larven aber frei beweglich sind. Hierher zählen die schon früher erwähnten Ascidien und einige Lamellibranchier[1]) und Crustaceen. Die Larven dieser Thiere besitzen Sehorgane, welche zum Theil hochentwickelt sind, bei dem Uebergange in das Imago aber zurückgebildet oder geradezu abgeworfen werden, ohne dass — wie bei den übrigen Arthropoden — ein vollkommeneres Auge an die Stelle des Larvenorganes tritt. Mit einziger Ausnahme der Ascidien sind die Augen dieser Jugendformen paarig. Von den Lamellibranchiaten ist es *Mytilus*, dessen Larven beiderseits am Vorderende des Körpers ein Auge tragen, welches aber in gar keiner Beziehung zu den Mantelrandorganen steht, die von vielen Muschelthieren bekannt sind.

Die freischwimmenden jungen Thiere der zu den Crustaceen gehörigen Cirripedierart *Lepas* besitzen in ihrem Naupliusstadium das dieser Form zukommende Stirnauge, in dem folgenden Cyprisstadium paarige, halbkugelförmige, zusammengesetzte Augen mit je 8—10 Krystallkörpern und sehr stark pigmentirten Retinulae. An das von einer Kapsel umgebene Auge treten von hinten her der Nerv, von der Seite Muskeln an.

Die Larve der zu den Schmarotzerkrebsen gehörenden Lernaeiden hat in ihrem Cyclopsstadium ein zweitheiliges Mittelauge, in welchem jederseits ein stark lichtbrechender Körper eingebettet ist.

Die Anzahl der Beispiele liesse sich vielleicht noch vermehren, die angeführten genügen aber zur Illustration dieser Erscheinung. Als Erklärung derselben und Antwort auf die Frage, wie es komme, dass regelmässig augenlose Eltern sehende Kinder erzeugen, die mit dem Uebergang in den erwachsenen Zustand ihre Augen wieder verlieren, ist — wie in so vielen anderen Fällen — einstweilen nur eine Umschreibung der Thatsache selbst zu geben. Diese Thiere haben während ihres freien Lebens Sehorgane, weil sie dieselben da gebrauchen, und legen sie dann ab, weil sie ihnen unter den besonderen, später eintretenden Lebensbedingungen entbehrlich sind. Dagegen dürfen diese Larvenaugen nicht als rudimentäre Organe bezeichnet werden, denn damit würde man eine augentragende erwachsene Form voraussetzen, die eben fehlt.

---

[1]) S. L. Lovén, Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, Stockholm 1849.

Pagenstecher, Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 13.

Burmeister, Naturgeschichte der Rankenfüsser.

Gerstaecker, Arthropoda in Bronn Klassen und Ordnungen. 1866 Bd. 5.

III. Ich glaube, dass diese kurze Zusammenfassung der früher gemachten Angaben zugleich genügt, um die Frage, ob der Bau der Sehorgane in der Systematik, beziehungsweise zu der Bestimmung engerer verwandtschaftlicher Beziehungen verwandt werden kann, verneinend zu beantworten. Es besteht zwar in einzelnen Klassen oder Ordnungen ein Zusammenhang zwischen der Entwicklung des Auges und der des ganzen Thieres derart, dass die Ausbildung des Auges mit derjenigen der übrigen Organe gleichen Schritt hält, im Allgemeinen aber können wir nicht behaupten, dass die systematische Stellung eines Thieres sich auch in dem Bau des Auges ausspreche, und deshalb auch aus diesem keinen Schluss auf jene ziehen. Bei der Mannigfaltigkeit der Sehorgane in einzelnen Gruppen, bei der Aehnlichkeit derselben in einander fernstehenden Ordnungen und dem Vorkommen ganz verschiedener Typen bei nahe verwandten Thieren oder in der Entwicklungsreihe einer einzigen Form, bei der Leichtigkeit, mit welcher während der Lebensdauer eines Thieres in demselben Augen auftreten und wieder verschwinden, scheint es unthunlich, aus dem ähnlichen Bau der Augen auf eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen deren Besitzern zu schliessen.

Alle bekannten Thatsachen sprechen auch gegen die Vererbung der Sehorgane von einer Gruppe zur anderen und für das spontane Auftreten derselben. Finden sich bei sonst fernstehenden Thieren, bei Vertretern verschiedener Klassen und Ordnungen, Sehorgane von gleichem oder ähnlichem Typus, so haben wir nicht Erinnerungen an alte Zeiten der Verwandtschaft, sondern convergente Bildungen vor uns.

Zusätze.

Würmer.

Hertwig R., Das Auge der Planarien. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaft 1880.

A. Lang, Die Polycladen (Fauna und Flora des Golfes von Neapel). Leipzig 1884.

Das Polycladenauge besteht aus einem Pigmentbecher, mehr oder weniger zahlreichen Retinazellen, welche vor der Oeffnung des Pigmentbechers liegen und den in diesem enthaltenen Stäbchen. Die verschiedenen Augen eines Thieres sind nach verschiedenen Seiten hin gerichtet, dorsal und ventral, nach vorne und hinten, nach rechts und links, und über dem Gehirn und an den Tentakeln stets zu bestimmten Gruppen von systematischer Bedeutung vereinigt. Bei *Anonymus* stehen sie auch am Rande rings um den ganzen Körper herum; ihre Anzahl ist stets gross, mindestens 14 bis zu Hunderten, und wächst mit dem Alter des Thieres durch Theilung der vorhandenen Augen.

Als Beispiel für die Augen diene das von *Leptoplana*. Die Pigmentschale ist flach, ihrer convexen Seite liegt central ein Kern mit homogenem Plasma an, so dass sie eine einzige Pigmentzelle darstellt. Sie umfasst eine grössere Anzahl stark lichtbrechender Stäbchen, deren von der Pigmentschale abgewandtem Ende die epithelartig angeordnete Zellschicht dicht, aber mit scharfer Grenzlinie, anliegt. Jede dieser Retinazellen hat einen nahe an dem Stäbchen gelegenen Kern, und setzt sich auf der entgegengesetzten Seite in eine Nervenfaser fort.

Bei *Pseudoceros maximus* sind die aus nur wenigen Zellen und Stäbchen bestehenden Gehirnhofaugen so angeordnet, dass sie Gruppen von je zwei mit der Oeffnung des Pigmentbechers einander zugekehrten Augen bilden, deren zugehörige Retinazellen Rücken an Rücken liegen. An der Grenze der beiden Retinaschichten tritt ein Nervenästchen heran.

Vergleicht man diese Polycladenaugen mit denen der Tricladen (*Planaria polychroa*), so stimmen sie zunächst in der Form überein; ferner entsprechen die Stäbchen in der Pigmentschale, an deren convexer Seite ich auch bei *Pl. polychroa* Kerne angelagert fand, aber ohne ihre Zugehörigkeit

zu derselben behaupten zu können, offenbar den Kolben. Soweit decken sich die Bestandtheile beider Augen vollkommen; ob aber die von mir dem Ganglion zugezählten Kerne den Retinazellen angehören und folglich durch die aus dem Auge austretenden Fasern mit den Kolben zusammenhängen, ist bei dem gegenwärtigen Stande der Untersuchung nicht entscheidend zu beantworten, zunächst aber unwahrscheinlich. Die Kerne der Retinazellen müssen sich ja finden, doch wo, vermag ich jetzt noch nicht zu sagen.

Meine Aeusserung über die Art der Lichtempfindung in diesen Augen scheint Lang missverstanden zu haben. Hier, wie bei allen Sehorganen sehe ich die Stäbchen und die denselben entsprechenden Bildungen als denjenigen Theil des Auges an, welcher die Erregung der Sehzelle durch die Lichtstrahlen vermittelt, worauf der Reiz durch die Nervenfasern zu dem Gehirn geleitet und dort als Licht empfunden wird.

Hubrecht, Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. Amsterdam 1880.

Bei *Drepanophorus* bestehen die Augen aus Pigmentbecher, Stäbchenschicht, zelligem Glaskörper und Linse.

Spengel, Oligognathus Bonelliae. Mittheilungen der zoolog. Station zu Neapel Bd. 3.

Der *Palolo*-Wurm trägt an der Bauchseite Augen, welche den Bauchganglien anliegen (nach Ehlers Mündungen von Drüsen).

Kölliker, Ueber Kopfkiemer mit Augen an den Kiemen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 9.

Bei *Branchiomma Dalyellii* sitzen an jedem Hauptstrahle der Kieme 18—20 Paar halbkugelig vorspringende Pigmentflecke, in welchen je 15—18 helle, birnförmige Körper eingebettet sind. — Vielleicht ist der Bau der Augen hier ähnlich wie bei *Pectunculus* und *Arca*.

Gastropoden.

Die beschriebenen und abgebildeten Augen wurden als Vertreter ebensovieler verschiedener Formen des Sehorganes ausgewählt, welche ich bei Untersuchung einer grossen Anzahl von Gattungen und Familien fand.

Cephalopoden.

Schoebl J., Ueber die Blutgefässe des Auges der Cephalopoden. Sitzungsberichte der K. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag 1878.

Richiardi Seb., Sul occhio dei Cephalopodi. Comm. Soc. Toscan. d. Sc. nat. in Pisa 1879.

Beide Autoren kommen auf Grund von Injectionsversuchen zu der Ansicht, dass eine ächte Iris, Ciliarfortsätze und eine Chorioidea vorhanden

sind. Die Iris Hensen's ist nach Schoebl die Cornea, nach Richiardi das Augenlid, die Cornea H. nach S. halb Hüllhaut, halb Integument, nach R. eine Hautfalte, die Sclera H. nach S. die äussere, dem Conjunctivalsacke entsprechende Hüllhaut des Bulbus; nach R. ist die hintere Augenkammer H. Conjunctivalsack, die Chorioidea H. nach S. Sclera, die Retina externa und Balkennetz H. nach S. und R. Chorioidea, Retina interna H. nach beiden Autoren Retina, das Corpus epitheliale H. nach R. Ciliarkörper.

Arthropoden.

Eucone Insectenaugen. Libellenauge S. 151—152.

Erneute Untersuchungen des Ganglienapparates ergaben, dass bei den Libellen allerdings kein sanduhrförmiges Chiasma nach dem Typus von *Musca* vorhanden ist, aber die von der dorsalen und ventralen Seite des mehr keil- als kegelförmigen Ganglion austretenden Nervenfaserstränge mit einander verschränkt sind wie die Finger zweier gefalteter Hände.

Es sind somit die pg. 152 erwähnten schräg durchschnittenen Fasern die sich mit den horizontalen Fasersträngen kreuzenden Nervenfasern.

Eucone Augen der Orthopteren.

Solche finden sich auch bei Vertretern der niedersten Formen, der Thysanuren, und zwar den Lepismiden.

Die Augen sind hier (*L. saccharina*) sehr klein und aus einer nur geringen Anzahl verhältnissmässig grosser Ommatidien zusammengesetzt — es stehen deren in einem Durchmesser des Auges ungefähr vier neben einander. Die Cornealinsen sind gross und biconvex, unter ihnen liegen die vier, zusammen stumpfkegelförmigen Krystallzellen; in diesen finden sich dicht an der Linse ein Rest von Zellkörper mit den Kernen und darunter je ein prismatischer, stark lichtbrechender Körper, die vier isolirten Theilstücke des Krystallkegels. Die dicke, vierseitige, nach innen zu sich etwas verjüngende Retinula ist stark pigmentirt und besteht aus wenigen, wahrscheinlich vier Zellen, welche ein sehr grosses und dickes, vierseitiges Rhabdom umschliessen, dessen nach aussen gekehrte Basis von gleicher Breite wie die vier Kegelstücke ist und an diese anstösst. Nach innen zu verschmälert sich das Rhabdom und endigt zugespitzt, kürzer als die Retinula.

Das Auge liegt, wie alle Fächeraugen, in der Hypodermis, deren Zellen im Umkreise des Auges verlängert und etwas pigmentirt sind.

Pagenstecher, Beiträge zur Anatomie der Milben. Heft 1. Leipzig 1860.

Die Augen von *Trombidium* sind gestielt, der Stiel 0,1 mm lang und beweglich eingelenkt; er endet in zwei durchsichtigen Körpern.

Die »accessorischen« Augen von *Euphausia* sind nach einer mündlichen Mittheilung Dohrn's Leuchtorgane, deren Leuchten kürzlich beobachtet wurde. Dadurch wird es in hohem Grade wahrscheinlich, dass auch in

den anderen sehr seltenen Fällen, in welchen ausser den Kopfaugen ganz abweichend gebaute accessorische »Augen« beschrieben wurden, die betreffenden Organe eine andere Function als die der Lichtwahrnehmung besitzen.

Die von mir angewandten Untersuchungsmethoden sind die jetzt in der histologischen Technik allgemein gebräuchlichen. Die mehrfach erwähnte Mischung Grenacher's zum Entfernen des Pigmentes besteht aus 1 Theil Glycerin, 2 Theilen Alkohol von ca. 80 % und 2—3 % reiner Salzsäure. In diese werden die frischen oder gehärteten Objecte solange eingelegt, bis das Pigment seine Farbe verändert hat und diffus geworden ist.

Während vorliegende Abhandlung im Drucke war, erschien:

G. V. Ciaccio, Figure dichiarative della minuta fabbrica degli occhi de' Ditteri. Bologna 1884.

C. Hilger, Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges. Morpholog. Jahrbuch 1884 Bd. 10.